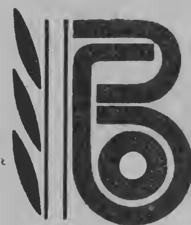
ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 72

11

НОЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

Журнал основан в 1916 г.

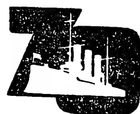
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. Д. Адейкина, Н. П. Кизим* и *И. А. Корзинина*

Сдано в набор 10.08.87. Подписано к печати 22.10.87. М-17292. Формат бумаги 70×108 1/16.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.60.
Усл. кр.-отт. 13.05. Уч.-изд. л. 15.03. Тираж 2247. Тип. зак. 1790.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12



СОВЕТСКАЯ БОТАНИЧЕСКАЯ НАУКА — УСПЕХИ И ПРОБЛЕМЫ

SOVIET BOTANICAL SCIENCE — SUCCESSENS AND PROBLEMS

Юбилей Великого Октября отмечается в период небывалого творческого подъема в сознании масс советского народа, вызванного историческими решениями XXVII съезда КПСС и последующих пленумов ЦК КПСС по коренной перестройке народного хозяйства, дальнейшей демократизации общественных отношений, проникнутыми заботой о благе человека, титанических усилий партии и правительства, направленных на создание безъядерного мира.

Огромная роль в процессе перестройки и ускорении социально-экономического прогресса принадлежит науке.

«Необходимость реконструкции, — отмечал в докладе на XXVII съезде КПСС М. С. Горбачев, — выдвигает новые задачи перед наукой. КПСС будет последовательно проводить линию на всемерное укрепление ее материально-технической базы, создавать условия для плодотворной деятельности ученых. Но страна вправе ожидать от них открытий и изобретений, обеспечивающих подлинно революционные перемены в развитии техники и технологии».[1]

Обращая ретроспективный взгляд на развитие ботанической науки, можно с удовлетворением отметить, что советские ботаники внесли огромный вклад в развитие всех ее разделов, подготовили условия для решения насущных задач, которые поставила перед ними жизнь.

За 70 лет Советской власти организована широко разветвленная сеть ботанических учреждений, крупных природных заповедников, налажена устойчивая база подготовки ботанических кадров. Советскими ботаниками созданы 30-томная «Флора СССР», «Флоры» союзных республик, отдельных регионов страны. На мировой уровень выведены исследования по систематике, филогении, истории и эволюции растений. Значительные успехи достигнуты в области изучения внешнего, внутреннего строения и жизнедеятельности растительных организмов, созданы всемирно признанные советские школы морфологов, анатомов, эмбриологов, физиологов, экологов растений. Широко известны достижения советских ботаников по изучению растительного покрова как важнейшего компонента биосферы. Подробно изучены состояние и динамика растительных экосистем от районов Крайнего Севера до пустынь Средней Азии, Казахстана, Монголии. Далеко продвинулись исследования природной растительности и ботаническое картографирование в целях решения фундаментальных и прикладных задач мониторинга и прогнозирования антропогенных изменений растительного покрова.

Успешно претворяются в жизнь заветы В. И. Ленина беречь и приумножать природные богатства. Проблемы охраны природы находятся в центре внимания советских ботаников. Вместе с другими учеными они все чаще выступают в защиту окружающей среды при проектировании и сооружении крупных народнохозяйственных объектов.

---

[1] Горбачев М. С. Политический доклад Центрального Комитета КПСС XXVII съезду Коммунистической партии Советского Союза. — В кн.: Материалы XXVII съезда Коммунистической партии Советского Союза. М., 1986, с. 28.

Разработка биологических основ охраны, рационального использования и преобразования растительного мира включает фундаментальные исследования растений на разных уровнях организации — от молекулярного и субклеточного до организменного и популяционного. Эти исследования успешно ведутся во многих ботанических учреждениях страны, обеспечивая научную базу природоохранных мероприятий. Сохранению редких и исчезающих видов растений посвящены Красные книги СССР и союзных республик.

Партия и правительство придают решающее значение ускорению научно-технического прогресса через внедрение достижений науки в промышленное производство, сельское хозяйство, медицину, социально-культурную сферу. Рациональное использование растительных ресурсов является важной составной частью процессов овладения человеком природных богатств. В нашей стране за годы Советской власти накоплен огромный опыт вовлечения в сферу практической деятельности полезных растений природной флоры, создания новых продуктов и препаратов, биологически активных веществ растительного происхождения. На службу человеку поставлены многие сотни технических, пищевых, кормовых и лекарственных растений. Сведения о полезных растениях, полученные в основном в послереволюционный период, обобщаются сейчас в многотомном труде «Растительные ресурсы СССР».

Свидетельством мирового авторитета советской ботаники явился проведенный в 1975 г. в Ленинграде XII Международный ботанический конгресс, высоко оценивший достижения наших ученых.

Постоянно расширяющееся и углубляющееся сотрудничество советских ботаников с учеными социалистических, развивающихся и капиталистических стран отражает возрастающую международную роль советской ботанической школы, способствует взаимному обогащению знаниями о мире растений, дальнейшему развитию теоретических и прикладных исследований в разных областях ботанической науки.

Жизнь выдвигает перед советскими учеными все более сложные задачи интегрирования науки с производством. Одной из таких задач на современном этапе являются разработка новых промышленных технологий получения разнообразных веществ и продуктов растительного происхождения и растительных организмов с заданными свойствами, решение проблем генной и клеточной инженерии.

Развитие биотехнологии неразрывно связано как с получением фундаментальных сведений о строении и жизнедеятельности растений, так и с тонким экспериментальным вмешательством человека в биологические процессы и структуры растительных организмов. Биотехнологические исследования требуют мощной материально-технической базы, современных приборов, лабораторного оборудования, сверхчистых химреактивов и т. д. Слабое развитие такой базы во многих ботанических учреждениях страны сейчас сильно сдерживает дальнейший прогресс биотехнологии, не позволяет широко развернуть необходимые исследования в этой важной и перспективной области. Заметно отстает и подготовка высококвалифицированных кадров специалистов-биотехнологов.

До сих пор большие трудности возникают при внедрении и использовании новых научных разработок, рекомендаций и мероприятий по охране растительного мира. Узковедомственные интересы часто недопустимо удлиняют путь от научных открытий до их практической реализации.

Тем не менее советские ботаники, встречая 70-летие Великой Октябрьской социалистической революции, могут гордиться большими достижениями в разработке и решении многих ключевых проблем систематики и флористики, ботанической географии, палеоботаники, структурной ботаники, геоботаники, ботанического ресурсоведения, экологии, физиологии и биохимии растений, генетики и других разделов современной ботанической науки.

В эти юбилейные дни советские ботаники полны энтузиазма, все свои помыслы и планы на будущее посвящают дальнейшему служению народу, укреплению могущества и процветанию социалистической Родины.

УДК 581.524

Б. Н. Норин

ЭДИФИКАТОР, ИНТЕГРАЛЬНАЯ (КОМПЛЕКСНАЯ) ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА, АГРЕГАЦИЯ, ФИТОХОРА, РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ — ДИСКУССИОННЫЕ ВОПРОСЫ ТЕОРИИ ФИТОЦЕНОЛОГИИ

B. N. NORIN. EDIFICATOR, INTEGRAL (COMPLEX) PHYTOCOENOTICAL SYSTEM, AGREGATION, PHYTOCHORA, VEGETATION AND VEGETATIVE COVER — DISCUSSIONAL QUESTIONS OF PHYTOCOENOLOGY THEORY

С позиций системной парадигмы в фитоценологии, рассмотренной в предыдущих статьях (Норин, 1987а, б), анализируются еще некоторые основополагающие понятия этой науки (эдификатор, агрегация, фитохора), выдвигаются новые (интегральная фитоценотическая система), показывается различие растительности и растительного покрова, фитоценологии и геоботаники.

В последнее время появился ряд работ, отвергающих отечественную классическую теорию фитоценологии. В этом отношении крайнего выражения достигают работы Б. М. Миркина (1985а, б).

Полученный в последние десятилетия фактический материал заставляет более глубоко продумать ряд положений теории, но это не затрагивает основ отечественной фитоценологии, заложенных ее классиками В. Н. Сукачевым, А. П. Шенниковым и др. В предыдущих статьях (Норин, 1987а, б) я рассмотрел понятия фитоценотической системы, ценотических отношений растений и их групп, фитогенного и ценогенного полей и провел анализ материальных фитоценотических систем разных уровней — ценоячейки, синузии, ценома, растительного сообщества (фитоценоза). Этот анализ повлек за собой необходимость рассмотрения еще некоторых геоботанических и фитоценологических понятий, а именно: эдификатора, интегральной (комплексной) системы, агрегации, фитохоры, а также обоснования различий между растительностью и растительным покровом, фитоценологией и геоботаникой.

Эдификатор

Проведенное мной рассмотрение фитоценотических систем свидетельствует об исключительной роли эдификатора в их организации, поэтому необходимо остановиться на его понимании.

Исторически данное понятие возникло в работах J. Braun-Blanquet, J. Pavillard (1922), Г. И. Поплавской (1924), В. Н. Сукачева (1928), а в дальнейшем нашло разработку у большого числа исследователей (обзор воззрений по этому вопросу был приведен в моей работе: Норин, 1979). К содержанию данного понятия не стоило возвращаться, если бы оно не было существенным при изучении фитоценотических систем и если бы в последние годы системы фитоценотипов, разработанные указанными исследователями и Л. Г. Раменским (1935, 1938), не подвергались ревизии и необоснованной замене другими системами. Последнее особенно характерно для Миркина (1983, 1985б), выдвигающего так называемую «синтетическую» классификацию эколого-ценотических стратегий

(ЭЦС),[1] в которой он объединяет отношение растений к аутэкологическим и ценотическим факторам. Не обсуждая детально типы ЭЦС, следует лишь сказать о неправомочности и искусственности объединения в них отношений растений к совершенно разнородным факторам. Этим самым Миркин отбрасывает как ненужные глубоко разработанные фитоценологами понятия об экологическом и фитоценотическом (Шенников, 1942, 1950; Марков, 1950) или физиологическом и экологическом (Ellenberg, 1953, 1954, 1968; Knapp, 1954), или ауто- и синэкологическом (Работнов, 1959, 1968) оптимумах вида, а также не признает полученные многими фитоценологами данные о парадоксальном (на первый взгляд) поведении видов в фитоценозе, когда они положительно реагируют на ухудшение для них экологических условий или, наоборот, отрицательно на улучшение, что является следствием изменения воздействия на них других видов сообщества (Раменский, 1925; Прозоровский, 1940; Работнов, 1966а, б; Самойлов, 1966; Куркин, 1973, и др.). Так же как невозможно объединить в одну классификацию растения по их месту в разных экологических шкалах, например по отношению к световому режиму и трофности субстрата, так и невозможна в еще большей степени единая классификация экологических и ценотических стратегий, как бы это ни было заманчиво и сколь бы красиво наукообразно ни было оформлено. В таких случаях можно строить лишь ординацию, чем в конечном счете и является «синтетическая классификация» Миркина, но и возможности ординации ограничиваются 2—3 шкалами, тогда как нужно объединять свойства растений в гиперпространствах множества экологических, биологических и фитоценотических ниш. В конечном счете классификация Миркина возвращает нас к фитоценотипам Раменского (виоленты, патиенты, эксплеренты), но подслащенным современной западной терминологией (типы K, S, R), почерпнутой из работы Дж. Грайма, вышедшей спустя сорок лет (в 1979 г.) после опубликования классификации Раменского.

Я не ставлю целью вновь детально рассматривать понимание разными исследователями эдификатора, это делалось уже многими авторами (Лавренко, 1947, 1959; Соколов, 1947; Быков, 1949; Ильинская, 1963; Трасс, 1964; Ниценко, 1965; Шеляг-Сосонко, 1969, и др.). Моя цель — отвергнуть возникшее в последнее время воззрение на эдификатор, как на чрезвычайно конкурентномощное растение, исключающее существование многих видов и «подбирающее» себе определенных спутников; таких суперэдификаторов в растительном покрове немного. Применение данного искаженного представления об эдификаторе позволяет ряду авторов, особенно сторонникам идеи континуума, легко опровергать реальность существования фитоценозов и других образований, организованных взаимодействиями растений. Однако указанный момент — это крайний вариант эдификаторной силы вида. Из моего рассмотрения фитоценотических систем разных уровней, а также из материалов опубликованных ранее работ (Норин, 1968, 1980а, б, 1983) видно, что эдификатором в ценотической системе необходимо считать наиболее конкурентномощное растение данной группировки, хотя его сила по сравнению с эдификаторами других группировок может быть очень незначительной и в других группировках оно будет лишь подчиненным компонентом. Каждое растение в той или иной степени изменяет экологическую среду в своем окружении, и те особи, которые изменяют ее в наибольшей степени по сравнению с соседями и в такой, что это отражается на обилии или состоянии последних, и будут эдификаторами. Отдельные особи являются эдификаторами в элементарных фитоценотических системах-ценоячейках и ценомах; в синузии эдификатором является ценопопуляция (синпопуляция) одного вида или группа ценотически родственных (равнозначных) видов с сомкнутыми фитогенными полями отдельных их особей; в растительном сообществе эдификатором выступает синузия, во внутренней части ценогенного поля которой находятся подчиненные ей компоненты. Внутренняя часть цено-

---

[1] Понятие «стратегия растений» в отечественную литературу впервые ввел Т. А. Работнов (1975), но следует сказать, что если и есть необходимость применять в ботанике военно-политические термины, то в данном случае более подходит понятие «тактика», так как генеральная линия, «цель» всех растений (стратегия) — это выживание, а пути и формы достижения данной цели (тактика) — это самые разнообразные приспособления растений, чем и являются ЭЦС.

генного поля эдификаторного элемента отграничивает данную фитоценотическую систему от других систем. Все эти фитоценотические системы с эдификаторными элементами с известной условностью можно назвать централизованными системами. А. Л. Тахтаджян (1972), рассматривая воззрения А. А. Богданова, создателя «всеобщей организационной науки (тектологии)», по существу первого развернутого варианта общей теории систем, отмечает, что Богданов выделял два универсальных типа систем — «централистический» (эгрессивный) и «скелетный» (дегрессивный). Тот компонент системы, который имеет преобладающее влияние на другие и как бы выходит из ряда, является по отношению к другим «эгрессивным центром» (эгрессия в переводе с латинского означает «выхождение из ряда»). В непрерывной цепи перехода от зародышевой эгрессии к высшим ее ступеням эгрессивная разность постепенно возрастает, система все более централизуется (Тахтаджян, 1972). С таких позиций эдификатор несомненно является эгрессивным центром, он в той или иной степени (в зависимости от эдификаторной способности, от создающейся «эгрессивной разности») централизует фитоценотическую систему (Норин, 1980а).

При обсуждении проблемы эдификаторов нельзя вновь не вернуться к воззрениям Миркина (1985б), по-видимому, поверхностно знакомого с растительностью ряда типов, о которых он говорит, что в них не выражены или крайне слабы эдификаторные эффекты; к таким он относит большинство степей и пустыни. Не стоит цитировать многочисленную литературу по степям, где ярко показывается эдификаторная роль многих степных видов; по пустыням можно сделать ссылку на новейшую монографию Ю. М. Мирошниченко (1986), где доказана сильная средообразующая роль целого ряда пустынных растений, в частности саксаулов. Как это ни странно, Миркин отрицает наличие эдификаторных эффектов и в луговом типе растительности, изучению которого он отдал много лет, тогда как работы классиков луговедения Шенникова (1938, 1942, 1964 и др.), Работнова (1962, 1983, 1984 и др.), К. А. Куркина (1966, 1973, 1984, 1986 и др.) с убедительностью показывают наличие жесткой конкуренции и тем более эдификаторных эффектов на лугах. И сам Миркин говорит о наличии диффузной конкуренции на лугах — а что это, как не проявление эдификаторного эффекта группой эдификаторных видов?

Границы фитоценотических систем

Эдификатор определяет границы централизованных фитоценотических систем всех уровней — от ценоячейки до фитоценоза. Поле конкуренции эдификатора (внутренняя часть ценогенного поля) отграничивает данную систему от других. Это означает, что к данной централизованной фитоценотической системе относятся только те элементы, которые испытывают конкурентное влияние ее эдификатора (ценотическое влияние, отражающееся на их обилии или состоянии). При этом возможны случаи, когда корневые системы растения-эдификатора проникают в соседнюю систему и его конкуренция с растениями этой системы может достигнуть ценотически значимой силы, т. е. может влиять на численность и массу растений. Такая ситуация особенно возможна на стыках фрагментов разных систем, занимающих небольшие площади. Казалось бы, что в таких случаях данные фрагменты являются элементами одной системы, а не фрагментами разных. Но, если в том и другом фрагменте существуют свои эдификаторы, оказывающие на растения своего фрагмента более сильное конкурентное воздействие, чем эдификатор соседнего, то они образуют самостоятельные системы данного уровня, хотя и будут объединены в систему более высокого уровня. Поясним данное положение двумя примерами. Корневые системы центра-эдификатора ценоячейки могут оказывать конкурентное влияние на подчиненные растения соседней ценоячейки, которые испытывают более сильное воздействие со стороны своего эдификатора; в этом случае ценоячейки все же являются самостоятельными системами со своими эдификаторами, хотя они и объединяются в систему более высокого уровня (например, синузию). Другой пример: корневые системы существующих по соседству фрагментов синузий-куртин двух кустарников — *Alnus fruticosa* и *Betula nana* — частично проникают в пределы друг друга и оказывают влияние на расположенные под ними

растения травяно-кустарничкового яруса, но, несмотря на это влияние, каждый из фрагментов имеет своего эдификатора и является самостоятельной системой, хотя на более высоком уровне они образуют единую интегральную (комплексную) систему.

Интегральные (комплексные) фитоценотические системы

До сих пор я рассматривал централизованные фитоценотические системы, характеризующиеся однородным (однотипным) характером взаимоотношений элементов. Эта однородность была вызвана воздействием на всю систему наиболее сильного элемента-эдификатора. Но далеко не всегда растительный покров состоит из однородных (по характеру взаимодействия элементов) фитоценотических систем, нередко он сложен из разнородных систем, взаимно или односторонне, но не однотипно влияющих друг на друга. Частично такие случаи я приводил при рассмотрении синузий. Подобное влияние может быть у двух рядом расположенных фитоценотических систем и может систематически повторяться при многократном чередовании нескольких разных систем. В тех случаях, когда это влияние достигает порога ценотических воздействий, т. е. отражается на состоянии взаимодействующих систем, они образуют уже более крупную систему, являясь в ней элементами. Создается интегральная (комплексная) ценотическая система, в значительной мере отличающаяся от рассмотренных ранее централизованных систем. Основное ее отличие состоит в том, что она не имеет объединяющего эдификаторного элемента, наиболее сильно влияющего на весь состав данной системы, оказывающего конкурентное воздействие на соседний элемент в целом. Интегральную (комплексную) систему могут образовывать разнотипные ценоячейки, синузии (и их фрагменты), ценомы, фитоценозы (и их фрагменты). Интегральные системы могут быть и еще более высоких рангов. Я не буду рассматривать эти более крупные интегральные системы, они в некоторой мере анализируются в работах Н. П. Гуричевой (1964), Е. И. Рачковской (1964), Н. П. Гуричевой, З. В. Карамышевой, Е. И. Рачковской (1967), В. Б. Сочавы (1968, 1970, и др.), С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко (1972), а также целого ряда других исследователей в самых разных типах растительности. Понятие об интегральной системе я заимствую у Сочавы (1979 : 63), несколько расширяя его и придавая ему ценофункциональное значение. Ранее я называл многие интегральные системы комплексными, но этот термин занят и означает более узкий круг образований по сравнению с интегральными.

В интегральной (комплексной) ценотической системе нет единого эдификатора, но ее отдельные элементы находятся во внешних частях ценогенных полей друг друга, т. е. подвергаются взаимному или одностороннему ценотическому воздействию соседей. Границы такой системы определяются сменой набора взаимодействующих элементов.

В настоящее время во многих случаях интегральную систему разнотипных ценомов считают фитоценозом (растительным сообществом), но это принципиально неверно, так как в фитоценозе (по определению классиков фитоценологии) должен быть однородный характер взаимодействия элементов на всем его протяжении, чего нет в интегральной фитоценотической системе разнотипных ценомов; однородный характер взаимодействия элементов в растительном сообществе обеспечивается наличием эдификаторной синузии, которая отсутствует в интегральной системе разнотипных ценомов.

Агрегации

Понятие «аггрегация» впервые обосновал Сукачев (1934а, б), сославшись при этом на Шенникова, который не считал фитоценозами открытые группировки. Сам же Шенников применил понятие «агрегация» лишь в 1938 г. и неоднократно повторял его позднее (Шенников, 1938, 1952, 1964). Сукачев писал: «Такие растительные группировки, в которых растения растут столь разобщенно друг от друга, что между ними совершенно нет борьбы за существование, не могут называться фитоценозами» (1934а : 4) — и позднее: «При зарастании растительностью незанятого участка. . . вначале фитоценоза нет, так как между

растениями нет борьбы за существование и нет между ними сколько-нибудь ясно выраженного взаимного влияния» (1938 : 24). Шенников считал, что фитоценоз возникает только тогда, когда в группировке начинается фитоценотический отбор. Разделение группировок-фитоценозов и несформировавшихся группировок (под разными названиями) проводили многие исследователи (Алехин, 1924, 1935, 1950; Пачоский, 1925; Гроссгейм, 1929; Кац, 1936; Корчагин, 1956; Марков, 1958; Ниценко, 1969; Быков, 1970, и др.).

Существование открытых группировок-агрегаций и семиагрегаций детально показано в растительном покрове Крайнего Севера (Александрова, 1981, 1983; Норин, Китсинг, 1981, 1982; Норин и др., 1982; Чернядьева, 1983; Частухина, 1984), однако они есть во всех природных зонах, особенно на вновь освобождающихся субстратах (речные отмели, лавовые потоки и др.) и в крайних для существования растений условиях. Такие фитоценотически неорганизованные (неассоциированные) группировки, т. е. с отсутствием в них ценотических отношений, являются часто не только кратковременными стадиями становления связной растительности, но и климаксами в ряде крайних условий среды. Следует, однако, обратить внимание на то обстоятельство, что в ряде случаев агрегации будут являться компонентами некоторых интегральных (но не централизованных) фитоценотических систем, в связи с чем они будут испытывать ценотическое воздействие со стороны окружающих их ценотических систем (Норин, 1980а). В качестве примера можно привести некоторые пятнистые тундры, являющиеся интегральными фитоценотическими системами, но не фитоценозами (растительными сообществами); в них в виде компонентов входят и агрегации «голых» пятен.

Фитохоры

Таким образом, мы рассмотрели растительные группировки различных типов, существующие в растительном покрове: агрегации, интегральные (комплексные) фитоценотические системы и централизованные фитоценотические системы. Принципы их организации отличаются довольно значительно, в связи с чем должны различаться и методы их изучения, и принципы их классификации (см.: Норин, 1983). Но при этом встает вопрос, всегда ли необходимо их различать? И вот здесь сталкиваются интересы интенсивного и экстенсивного изучения растительного покрова, фитоценологии и геоботаники. Познание процессов в растительном покрове, круговорота вещества и энергии, степени экологической и фитоценотической обусловленности характера жизнедеятельности растений, их ценотических связей, условий устойчивости группировок, хода их сукцессий, т. е. всего круга вопросов, охватываемых фитоценологией, возможно только в границах определенных фитоценотических систем с интерполяцией выявленных закономерностей только на эти типы систем. При исследовании же растительного покрова более или менее больших территорий, при изучении географического распространения тех или иных растительных группировок использование рассмотренных мной фитоценотических систем разных уровней как единиц исследования очень часто вызывает значительные трудности, в частности, вследствие того, что размеры даже такой фитоценотической системы, как фитоценоз (сообщество), нередко очень малы, что делает практически чрезвычайно трудоемким и поэтому невозможным проведение экстенсивных исследований на уровне таких систем. Кроме того, и анализ растительного покрова для выявления его ценотического сложения часто представляет собой трудную задачу, выполнимую иногда лишь при проведении экспериментов, многолетних исследований, инструментальных наблюдений и др. Данное обстоятельство привело к тому, что при геоботанических работах единицами (объектами) исследования стали считать в разной степени морфологически однородные территориальные выделы растительного покрова мезоразмера, называя их фитоценозами. Такие территориальные единицы были названы фитохорами (Норин, 1970, 1979; Александрова, 1983). Фитохора понимается мною как морфологически относительно однородный участок растительного покрова мезоразмера, в пределах которого выражена одна фитоценотическая система или агрегация, или же существует однообразное чередование нескольких фитоценотических систем. Необходимо особо подчеркнуть, что такие морфологические

единицы в большинстве случаев не являются фитоценозами, они часто бывают несопоставимы у разных исследователей и в разных районах ввиду субъективности критериев однородности. Василевич (1970 : 384) отмечает, что «к сожалению, чисто морфологическое понятие фитоценоза страдает очень большой неопределенностью. В частности, нет никаких твердых критериев, по которым мы могли бы установить, что это уже два разных фитоценоза, а не какие-то разности в пределах одного». Александрова (1969 : 211) пишет, что «никем из фитоценологов не дается достаточно объективного обоснования, как определяется и как выделяется в природе основная территориальная единица растительного покрова — фитоценоз». Данные замечания в полной мере относятся и к фитохоре. В зависимости от субъективного представления исследователя об однородности территориальные единицы мезомасштаба могут содержать внутри себя набор самых различных фитоценотических систем, как централизованных, так и интегральных, а кроме того, и агрегаций. В 1931 г. Ф. В. Самбук при исследовании растительного покрова Севера выдвинул понятие, аналогичное фитохоре, — «тип тундры», удобное при экстенсивных исследованиях растительного покрова больших территорий, но ясно представлял себе сборный характер такой единицы. Он определял это понятие как «участки, составленные однообразно сочетающимися растительными ассоциациями, приуроченные к определенным условиям рельефа, имеющие сходный внешний вид» (Самбук, 1931 : 6); типы тундр должны быть «ориентированы по отношению к растительным ассоциациям» (Дедов и др., 1932), только тогда они могут быть сопоставимы в разных районах и у разных исследователей.[2] В последнее время делаются попытки представить тип тундры в виде основной единицы растительности, т. е. как синоним растительного сообщества (Матвеева, 1978), что находит поддержку, как я отмечал ранее, и в теоретических построениях Миркина (1985б). Но теоретически обосновать это представление невозможно, если только исследователь не стоит на позициях крайнего континуализма, при котором растительное сообщество представляется произвольно выделенным участком растительного покрова. В. С. Ипатов и Л. А. Кирикова (1985 : 261) показали, что любой «континуальный» растительный покров объективными методами может быть расчленен на «кванты» различного объема: «Мелкие кванты, выделенные на основе небольших площадок, могут быть организованы. . . в более крупные, в своего рода „пачки“ квантов. Выделение таких крупных квантов возможно с применением той же самой методики обработки материала, но с использованием более крупных учетных единиц (площадок). Такая квантованность растительного покрова на разных масштабных уровнях нашла свое отражение в выделении микро-, мезо- и макрокомбинаций». Следует лишь добавить, что квантами являются и все те более мелкие централизованные и интегральные фитоценотические системы, которые были мною описаны.

Растительность и растительный покров; фитоценология и геоботаника

Наличие в растительной оболочке Земли неопределенных группировок (агрегаций) и фитоценотических систем привело ряд исследователей к необходимости различать растительный покров и растительность. По-видимому, впервые это разделение было произведено Шенниковым (1934), который отнес к растительности только ту часть растительного покрова, где имеются фитоценозы. Позднее Ниценко (1971) также разделил понятия «растительность» и «растительный покров», но придал им противоположный (по сравнению с Шенниковым) смысл, т. е. у него растительность может состоять и из растительных сообществ и из «фитоагрегаций», а растительный покров обязательно должен быть

---

[2] Косвенным подтверждением правильности данных высказываний Самбука является то, что при сравнении классификации территориальных единиц-«фитоценозов» (не только на Севере) различных авторов исследователи в настоящее время вынуждены обращаться к полным флористическим спискам выделенных таксонов, без которых такое сравнение в большинстве случаев невозможно. Эффективнее было бы сравнение флористического состава компонентов этих территориальных единиц, но такие материалы в публикациях почти всегда отсутствуют.

сомкнутым и состоять только из растительных сообществ. Более точным является взгляд Ниценко, но в принципе безразлично, какую из данных точек зрения принять, важно, что такое разделение имеется. Мною была принята точка зрения Шенникова (Норин, 1966, 1979), так как работы Ниценко были опубликованы позднее. Существование ценотически неассоциированных, не подчиняющихся ценотическим закономерностям растительных группировок свидетельствует о том, что не все территориальные растительные образования являются объектами фитоценологии, т. е. часть объектов растительного покрова (в экстремальных условиях значительная их часть) выпадает из сферы ее рассмотрения. Растительный покров охватывает все территории, где имеются растения, и принципы, методы выделения и классификации его объектов должны быть иными, чем принципы и методы выделения и классификации фитоценотических систем. Единицы растительного покрова в сущности являются хорологическими, единицы растительности — ценотическими. Это говорит о различии геоботаники и фитоценологии, о том, что фитоценология — часть геоботаники, но не ее синоним. Сочава (1948 : 274) писал, что «фитоценология в нашем представлении — это раздел геоботаники, или наука, изучающая законы ассоциирования растений». Точно так же различает фитоценологию и геоботанику Е. М. Лавренко, он говорит, что фитоценология — это основной раздел того цикла наук, «который раньше назывался геоботаникой, а ныне экологией растительного покрова и его слагающих — растительных сообществ. Геоботаника охватывает также вопросы географии и истории растительного покрова и некоторые вопросы биогеоценологии» (Лавренко, 1984 : 1572).

Таким образом, в трех статьях я рассмотрел некоторые вопросы теории фитоценологии, которые, на мой взгляд, являются основополагающими в этой науке. Ряд из них может показаться недостаточно разработанным, ряд, по-видимому, является дискуссионным, но я считал себя обязанным по мере моих знаний подтвердить правомочность теоретических основ классической отечественной фитоценологии, хотя и интерпретированных с современных позиций.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Александрова В. Д.* Об объектах биогеоценологии. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 9, с. 1225—1238. — *Александрова В. Д.* Открытые растительные группировки полярной пустыни о. Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 636—649. — *Александрова В. Д.* Растительность полярных пустынь СССР. Л.: Наука, 1983. 142 с. — *Алехин В. В.* Что такое растительное сообщество (растительное сообщество как выражение социальной жизни у растений). Л., 1924. 76 с. — *Алехин В. В.* Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. — Сов. бот., 1935, № 5, с. 22—34. — *Алехин В. В.* География растений (основы фитогеографии, экологии и геоботаники). 3-е изд. М., 1950. 420 с. — *Быков Б. А.* Эдификаторы растительных формаций Советского Союза. — Вестн. АН КазССР, 1949, № 3, с. 53—61. — *Быков Б. А.* Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука, 1970. 234 с. — *Василевич В. И.* Пространств. однородность раст. сообщ. ... — Бот. ж., 1970. т. 55, № 3. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И.* Картирование растительности в съемочных масштабах. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 4. Л.: Наука, 1972, с. 137—330. — *Гроссгейм А. А.* Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ Азербайджана. — Тр. по геобот. обслед. пастбищ ССР Азербайджана. Сер. А (Зимние пастбища), вып. 1. Баку, 1929, с. 1—74. — *Гуричева Н. П.* О луговой растительности западной окраины Центрально-Казахстанского мелкосопочника (в пределах полосы сухих и пустынных степей) и принципы выделения экологических рядов. — В кн.: Прогр. и тез. докл. науч. конф., посвященной 100-летию со дня рождения проф. Н. И. Кузнецова. Тарту: Тартус. гос. ун-т, 1964, с. 31—32. — *Гуричева Н. П., Карамышева З. В., Рачковская Е. И.* Опыт составления легенды к крупномасштабной карте растительности в пустынно-степной полосе Казахстана. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1967, с. 57—67. — *Дедов А. А., Самбук Ф. В., Сочава В. Б.* Программа для геоботанического изучения тундры. — В кн.: Программы для геоботанических исследований. Л.: Изд-во АН СССР, 1932, с. 26—41. — *Ильинская С. А.* Изучение синузиальной структуры лесных сообществ. — В кн.: Типы лесов Сибири. Вып. 1. М.: Наука, 1963, с. 5—29. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Статистический анализ квантованности растительного покрова. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 2, с. 255—261. — *Кац Н. Я.* Еще о сущности фитоценоза и других вопросах фитоценологии. — Сов. бот., 1936, № 6, с. 21—27. — *Корчагин А. А.* К вопросу о характере взаимоотношений растений в сообществе. — В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 306—320. — *Куркин К. А.* Факторы замкнутости луговых биогеоценозов. — Тр. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 27, с. 98—116. — *Куркин К. А.* Эколого-ценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 137—148. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности

и параметрические характеристики. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 437—447. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Системная взаимосвязь между парциальными давлениями конкуренции за различные ресурсы. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 6, с. 723—732. — *Лавренко Е. М.* Об изучении эдификаторов растительного покрова. — Сов. бот., 1947, № 1, с. 5—16. — *Лавренко Е. М.* Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 13—75. — *Лавренко Е. М.* (рец.). Т. А. Работнов. Фитоценология. 2-е изд. 1983. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 11, с. 1572—1575. — *Марков М. В.* Природные условия развития растительности в пойме. — Учен. зап. Казан. гос. ун-та, 1950, т. 110, с. 15—76. — *Марков М. В.* О доминантах фитоценоза по работам советских геоботаников. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 4, с. 504—517. — *Матвеева Н. В.* Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л.: Наука, 1978, с. 72—113. — *Миркин Б. М.* О типах эколого-ценотических стратегий у растений. — Журн. общ. биологии, 1983, т. 44, № 5, с. 603—613. — *Миркин Б. М.* Смена представлений. — Знание — сила, 1985а, № 1, с. 17—19. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985б. 136 с. — *Мирошниченко Ю. М.* Динамика и продуктивность пустынной растительности. Л.: Наука, 1986. 158 с. — *Ниценко А. А.* О фитоценотипах. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 6, с. 797—810. — *Ниценко А. А.* Проблема непрерывности и дискретности растительного покрова. — Журн. общ. биологии, 1969, т. 30, № 4, с. 387—397. — *Ниценко А. А.* Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 184 с. — *Норин Б. Н.* О зональных типах растительного покрова в Арктике и Субарктике. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 11, с. 1547—1563. — *Норин Б. Н.* О некоторых понятиях фитоценологии и геоботаники (в их применении к растительному покрову Крайнего Севера). — Бот. журн., 1968, т. 53, № 9, с. 1286—1294. — *Норин Б. Н.* О функциональной структуре растительных группировок лесотундры. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 2, с. 170—183. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Норин Б. Н.* Растительное сообщество как система. — Бот. журн., 1980а, т. 65, № 4, с. 478—484. — *Норин Б. Н.* Фитоценотическая организация некоторых типов растительного покрова Крайнего Севера. — Бот. журн., 1980б, № 11, с. 1531—1542. — *Норин Б. Н.* Растительный покров: ценотическая организация и объекты классификации. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1449—1455. — *Норин Б. Н.* Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле. — Бот. журн., 1987а, т. 72, № 9, с. 1161—1174. — *Норин Б. Н.* Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество — проблемные вопросы теории фитоценологии. — Бот. журн., 1987б, т. 72, № 10, с. 1297—1309. — *Норин Б. Н., Китсинг Л. И.* Формирование растительных сообществ в горных тундрах плато Путорана. — В кн.: Биолог. проблемы Севера: Тез. докл. IX симпоз. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР, 1981, ч. 1, с. 38. — *Норин Б. Н., Китсинг Л. И.* Стадии формирования растительных сообществ в горных тундрах плато Путорана. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 1, с. 15—25. — *Норин Б. Н., Китсинг Л. И., Михайлова О. И.* и др. Растительность каменистых осыпей плато Путорана (север Среднесибирского плоскогорья). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 12, с. 1609—1617. — *Пачоский И. К.* Социальный принцип в растительном царстве. — Журн. Рус. бот. об-ва, 1925, т. 10, № 1—2, с. 121—133. — *Поплавская Г. И.* Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи Аскания Нова. — Журн. Рус. бот. об-ва, 1924, т. 9, № 9, с. 125—146. — *Прозоровский А. В.* Изучение биоценотических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофильного и ксерофильного типов. — Сов. бот., 1940, № 5—6, с. 302—316. — *Работнов Т. А.* О работах Г. Элленберга по каузальному изучению луговой растительности. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 5, с. 634—638. — *Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения эдификаторов в луговых ценозах. — Пробл. ботаники. Т. 6, 1962, с. 103—109. — *Работнов Т. А.* Об эколого-биологическом и ценотическом своеобразии видов на примере луговых растений. — В кн.: Естественные кормовые угодия СССР. М.: Наука, 1966а, с. 139—153. — *Работнов Т. А.* О динамичности сочетаемости видов в луговых фитоценозах. — ДАН СССР, 1966б, т. 168, № 2, с. 463—466. — *Работнов Т. А.* Экспериментальное изучение травянистой растительности. — Пробл. ботаники. Т. 10, 1968, с. 163—175. — *Работнов Т. А.* Изучение ценотических популяций растений в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1975, т. 80, вып. 2, с. 5—17. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 292 с. — *Работнов Т. А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1984. 319 с. — *Работнов Т. А.* О типах стратегии растений. — Экология, 1985, № 3, с. 3—12. — *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение. — В кн.: Вестник опытного дела Средне-Черноземной области за 1924 г. Воронеж, 1925, с. 1—37. — *Раменский Л. Г.* О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии. — Сов. бот., 1935, № 4, с. 25—42. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Рачковская Е. И.* Опыт составления легенды к карте растительности в условиях пустынно-степной полосы Казахстана. — В кн.: Прогр. и тез. докл. науч. конф., посвященной 100-летию со дня рождения проф. Н. И. Кузнецова. Тарту: Тартус. гос. ун-т, 1964, с. 81—83. — *Самбук Ф. В.* Методика маршрутных исследований тундровых пастбищ. — Тр. Полярн. комис. АН СССР, 1931, вып. 6, с. 1—48. — *Самойлов Ю. И.* Некоторые данные по разногодичной изменчивости пойменных лугов р. Мсты. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 7, с. 972—982. — *Соколов С. Я.* Фитоценотические типы. — ДАН СССР, 1947, т. 60, № 2, с. 161—164. — *Сочава В. Б.* К вопросу о содержании и методах геоботаники (по поводу статей А. А. Корчагина и А. П. Шенникова). — Бот. журн., 1948, т. 33, № 2, с. 270—275. — *Сочава В. Б.* Растительные сообщества и динамика природных систем. — Докл. Ин-та географ. Сибири и Дальнего Востока, 1968, вып. 20, с. 12—22. — *Сочава В. Б.* Теоретические положения топологии

степных геосистем. — В кн.: Топология степных геосистем. Л.: Наука, 1970, с. 3—12. — *Сочава В. Б.* Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с. — *Сукачев В. Н.* Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. М.; Л.: Книга, 1928. 232 с. — *Сукачев В. Н.* Фитоценоз и фитоценология (тезисы). — Сов. бот., 1934а, № 5, с. 3—5. — *Сукачев В. Н.* Что такое фитоценоз? — Сов. бот., 1934б, № 5, с. 4—18. — *Сукачев В. Н.* Главнейшие понятия из учения о растительном покрове. — В кн.: Растительность СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 15—37. — *Тахтаджян А. Л.* Тектология: история и проблемы. — В кн.: Системные исследования. Ежегодник. 1971. М., 1972, с. 200—279. — *Трасс Х. Х.* Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии. — В кн.: Изучение растительности острова Сааремаа. Тарту, 1964, с. 82—111. — *Частухина С. А.* Открытые растительные группировки плато Путорана (северо-запад Средне-Сибирского плоскогорья). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 10, с. 1363—1370. — *Чернядьева И. В.* Растительность горных тундр северо-запада плато Путорана. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 803—812. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Проблема фитоценотипов. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 7, с. 977—988. — *Шенников А. П.* Что такое геоботаника? (К методологии геоботаники). — Сов. бот., 1934, № 2, с. 127—128. — *Шенников А. П.* Дарвинизм и фитоценология. — Сов. бот., 1938, № 3, с. 5—18. — *Шенников А. П.* Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении. — Журн. общ. биол., 1942, т. 3, № 5—6, с. 331—361. — *Шенников А. П.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 376 с. — *Шенников А. П.* О некоторых способах критики теории развития растительности — Бот. журн., 1952, т. 37, № 4, с. 507—518. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с. — *Braun-Blanquet J.*, *Pavillard J.* Vocabulaire de Sociologie Végétale. Montpellier, 1922. 16 p. — *Ellenberg H.* Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. — Ber. Dtsch. bot. Ges., 1953, Bd 65, Hf 10, S. 350—361. — *Ellenberg H.* Über einige Fortschritte der kausalen Vegetationskunde. — Vegetatio, 1954, Bd 5—6, S. 199—211. — *Ellenberg H.* Wege der Geobotanik zum Verständnis der Pflanzendecke. — Naturwissenschaften, 1968, Bd 55, N 10, S. 462—470. — *Knapp R.* Experimentelle Soziologie der höheren Pflanzen. Stuttgart, 1954. 202 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 IV 1987.

SUMMARY

In previous articles (Norin, 1987a, b) the principal concepts of phytocoenology (phytocoenotical system, coenotical relations, phytogenic and coenogenic fields, coenocell, synusia, coenome, plant community) have been discussed from the position of systemic paradigm. Other fundamental concepts (edificator, agregation, phytochora) are analysed in this article and new ideas are proposed (integral phytocoenotical system). The differences between vegetation and vegetative cover, phytocoenology and geobotany are demonstrated.

УДК 58 : 581.524.441 (211.7) (571.651.8)

Б. А. Юрцев

РОЛЬ ИСТОРИЧЕСКОГО ФАКТОРА В ОСВОЕНИИ РАСТЕНИЯМИ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЙ ПОДЗОНЫ АРКТИЧЕСКИХ ТУНДР (НА ПРИМЕРЕ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ) [1]

B. A. YURTSEV. THE EFFECT OF HISTORICAL FACTORS ON THE ADAPTATION OF PLANTS TO EXTREME ENVIRONMENTAL CONDITIONS OF THE ARCTIC TUNDRA SUBZONE (WRANGEL ISLAND FLORA TAKEN AS AN EXAMPLE)

Растительный покров (РП) о. Врангеля, принадлежащий по всем основным признакам подзоне арктических тундр, отличается от остальных секторов той же подзоны вдвое-втрое более высоким видовым разнообразием цветковых растений, значительной флористической дифференциацией экотопов, выходом в данную подзону и высокой активностью очень многих видов (и родов), не проникших или едва заходящих в нее на Таймыре. Эти «южные» особенности РП острова невозможно объяснить термическими условиями лета — по совокупности многолетних климатических показателей лето на побережьях острова холодней, чем в сибирском секторе подзоны. Своеобразие арктических тундр острова объяснимо возможностью длительной, многоступенчатой адаптации растений к экстремально холодному климату побережий благодаря постоянному функционированию в позднем кайнозое флорогенетической системы: о. Врангеля (горы, приморские равнины, межгорные котловины) ⇄ периодически осушавшийся шельф ⇄ нагорья Чукотки и Аляски. Значительный (по арктическим масштабам) эндемизм островной флоры (свыше 20 видов и подвидов цветковых) дополняется своеобразием островных популяций многих широко распространенных видов; на острове оригинально решены многие проблемы филоценогенеза.

Подзона арктических тундр — самая северная и самая холодная в пределах тундровой зоны в более узкой ее трактовке (т. е. исключая высокоарктические тундры — полярные пустыни). Поскольку во всех термических поясах Земли, кроме обоих холодных полярных, при благоприятном соотношении тепла и влаги господствует лесная растительность, условия полярных безлесных областей и соответствующих высотных поясов правомерно рассматривать как экстремальные, освоение которых растениями стран с умеренным и холодно-умеренным климатом было серьезной эволюционно-экологической проблемой.

Следует различать 2 основных аспекта изучения адаптаций растений к экстремальным условиям: модификационно-поведенческий (объектом являются особи или их части, а также группы особей, временна́я протяженность процессов — от долей секунды до нескольких месяцев или даже немногих лет; рассматриваются лабильные механизмы физиологической регуляции, вплоть до генной — на уровне трансляции) и эволюционный (объекты — популяции, виды, филумы, сообщества, единицы флоры, фауны, биоты; протяженность процессов — от десятилетий до миллионов лет; изучается эволюция стабильных механизмов адаптации, связанная с перестройкой генома и приводящая к смещению или расширению амплитуды толерантности вида или конкретной популяции; таким образом, стабильные механизмы рассматриваются не как константа, а как эволюционная переменная). Пересечением обоих подходов является изучение эволюции поведения и модификационной пластичности морфогенеза.

[1] Доложено на Всесоюзном совещании «Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях» (Звенигород, 24—26 XI 1986). См.: Юрцев, 1986.

В зависимости от рассматриваемого объекта меняется и трактовка экстремальности условий: в первом случае они соответствуют пределам толерантности организма, во втором — оцениваются с позиций вида, более крупных филумов или же биотических комплексов в значительной степени статистически (путем наложения амплитуд толерантности всех видов филума или единицы биоты в экологическом гиперпространстве — так выявляются виды, адаптированные к предельным или даже запредельным условиям для большинства других видов того же филума или биотического комплекса).

Данное исследование относится к эволюционному (и отчасти — микроэволюционному) аспекту проблемы адаптации растений к экстремальным условиям.

В течение двух последних десятилетий сотрудники лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР изучали флору и растительность различных участков Азиатского сектора подзоны арктических тундр. К настоящему времени наиболее полно освещены в литературе материалы по РП и другим компонентам биоты ключевого участка на восточном побережье Таймыра, в бух. Марии Прончищевой (Матвеева, Чернов, 1977, 1978; Матвеева, 1979). Волею случая в качестве эталона арктической тундры, вошедшего в зональный профиль из 4 участков на Таймыре (мыс Челюскина, бух. Марии Прончищевой, Тарея и Кресты на р. Пясине; см.: Чернов, Матвеева, 1979, 1986), был избран один из экстремально суровых вариантов, по ряду показателей приближающийся к полярным пустыням (с низким проективным покрытием растительности в пятнистых и полигональных тундрах, переходом значительной части многолетних трав к подушковидному росту и т. д.).

Дальнейшие исследования по программам ботанико-географических эталонов и полустационаров охватили ряд пунктов к западу (север Ямала, о. Белый, мыс Лескина на п-ове Гыдан, о. Шокальского — О. В. Ребристая; о. Сибирякова (Матвеева, Заноха, 1985); полярная станция Диксон, р. Убойная на северо-западе Таймыра — Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха и др.; мыс Стерлегова и бассейн р. Ленивой на севере Центрального Таймыра — Е. А. Ходачек с участием И. Н. Сафроновой) и к востоку от бух. Марии Прончищевой (о. Котельный,[2] мыс Святой Нос — И. Н. Сафронова; о. Четырехстолбовый к северу от дельты Колымы — Т. М. Заславская, Т. В. Плиева; полярная станция Валькаркай, устье р. Рывеем, мыс Шмидта на северном побережье Центральной Чукотки — Б. А. Юрцев, В. В. Петровский и др.; побережье о. Врангеля). Стало очевидным, что арктические тундры более многолики, чем представлялось ранее. В частности, оказалось, что господство пятнистых и полигональных тундр с низким проективным покрытием тонкой тундровой дернины в данной подзоне характерно для щебневато-суглинистых равнин, тогда как на супесчаных и песчаных равнинах преобладают бугорковатые тундры с высоким проективным покрытием растительности (о. Белый, о. Сибирякова) и даже с доминированием *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* (мыс Стерлегова, в последнем районе лето ощутимо холоднее, чем в районе бух. Марии Прончищевой).

Арктические тундры побережий о. Врангеля описаны в классических работах Б. Н. Городкова (1958а, б), изучавшего растительность более холодной — восточной — части острова и трактовавшего ее как полярную пустыню.

Флора острова в течение 6 сезонов (1964—1965, 1969—1971, 1979) изучалась В. В. Петровским (1973, 1983; Петровский, Жукова, 1983) при участии других ботаников; он же опубликовал 2 очерка растительности острова (Петровский, 1967, 1985), в которых, в частности, подчеркнул значительно большее флористическое богатство и разнообразие растительности западной и центральной частей острова, не посещенных Б. Н. Городковым.

В течение полевых сезонов 1984—1986 гг. я принимал участие в комплексных полустационарных исследованиях в западной части южного побережья острова, в районе бух. Сомнительной (вместе с геоботаниками Т. Г. Полозовой, Е. Ю. Слинченковой, С. С. Холодом, бриологом О. М. Афониной, лихенологом А. А. Добрышем, палинологом Е. Н. Стрелецкой, почвоведом Г. М. Быстряко-

[2] Наиболее обстоятельный материал по РП Новосибирских островов (Котельный, Б. Ляховский) содержится в работах Б. Н. Городкова (1956) и В. Д. Александровой (1963).

вым, климатологом Э. Г. Богдановой и др.). Существенную помощь в организации и обеспечении этих исследований оказали сотрудники Государственного заповедника «Остров Врангеля»; нам удалось также посетить ряд других районов острова. На материалы проведенных исследований я и буду опираться при сравнении тундр побережий острова с его зональными аналогами в других секторах советской Арктики.

Рассмотрим основные черты растительности о. Врангеля (прежде всего лучше изученного южного побережья в районе бух. Сомнительной), однозначно свидетельствующие о принадлежности территории к подзоне арктических тундр.

1. Выпадение не только из «активного ядра» флоры и из состава фоновых сообществ, но в значительной степени и из состава флоры в целом комплекса гипоарктических олиготрофных кустарников и кустарничков во главе с *Betula exilis*; отсутствуют также виды *Empetrum*, оба вида *Arctous*, *Andromeda*, *Rhododendron parvifolium*,[3] из полутрав — *Rubus chamaemorus* и *R. arcticus*. *Ledum decumbens*, мелколистные гипоарктические расы голубики и брусники, 2 вида грушанковых (*Pyrola grandiflora* и *Orthilia obtusata*) на острове представляют крайнюю флористическую редкость (они чаще приурочены к островкам кассиопейных тундр подножий некарбонатных южных склонов в центре острова, почти не выходят к побережьям).

2. В самых разных вариантах тундр по видовому разнообразию и обилию преобладают арктоальпийские, метаарктические и арктические виды, преимущественно травянистые многолетники; комплекс растений с повышенной активностью (в основном криофиты) насчитывает около 70 видов, особо активных видов 2 — *Alopecurus alpinus* и *Potentilla hyparctica*. Очень полно представлен вообще небогатый комплекс высокоарктических видов — «гиперарктов» (отсутствует лишь *Ranunculus sabinii*).

3. Абсолютное преобладание на побережьях (на щебневатых и чистых суглинках) пятнистых, реже — полигональных тундр с проективным покрытием от 0.2—0.3 до 0.7 и выше (часто около 0.5), фрагментация и истончение тундровой дернины. Этим можно объяснить расширение ландшафтных позиций арктических, метаарктических и аркто-альпийских видов, большинство которых — органофобы, связанные корневыми системами со слабо выщелоченными минеральными горизонтами почвы. Реакция почв здесь субнейтральная, на некарбонатных отложениях pH около 6 (минимум 5.2—5.4, с повышением до 6.3 на голых пятнах), на карбонатных — 7—8.3, в переходных вариантах — от 6 до 7.

Вопрос о плакорной растительности на прибрежной равнине, сложенной щебневато-суглинистым древним аллювием и пролювием (вблизи берега, очевидно, и с примесью морских осадков), не прост, так как через нее осуществляется сток по многочисленным деллям от подножий гор (около 100 м над ур. м.). Однако оказалось, что соседние неглубокие ложбины стока, как правило, связаны поперечными ложбинками, образуя сеть западин, в ячеях которой поперечником 3—10 (до 40) и длиной 6—20 м (до 100 м и более) расположены повышенные участки, практически выключенные из стока,[4] — микроплакоры, растительность которых составляет резкий контраст с таковой западинок. Здесь развиты трещиновато-пятнистые злаково-разнотравно-ивковые (*Salix reptans*, иногда с примесью *Dryas punctata*, в гемикальцефитных вариантах всегда с участием *S. rotundifolia*), мелкомохово-лишайниковые тундры с интенсивной криогенной динамикой нанорельефа, хорошо выраженными циклами образования и зарастания голых пятен. Среди мхов преобладают мелкие формы, такие как виды *Ditrichum*, *Distichium*, *Tortula*, *Tortella*, *Bryum*, *Schistidium strictum*, *Drepanocladus uncinatus*, среди лишайников — корковые, также *Thamnolia vermicularis*. Почвы — арктические дерновые с маломощным (0.5—2 см) гумусовым горизонтом (гумус корневого происхождения), без видимого оглеения.

В западинках распространены мелкопятнистые бугорковатые ивково-(*Salix reptans*, в гемикальцефитных вариантах также *S. rotundifolia*)-осоковые

---

[3] Латинские названия растений даны по: Юрцев и др., 1979а, б.

[4] Весенний же сток (в конце мая—начале июня) идет по еще промерзшей поверхности.

моховые сырые тундры с гораздо более мощным задернением, быстрым зарастанием голых пятен. Основной образователь тундровой дернины — *Carex lugens* (как бы замещающий в Берингийском секторе характерный для плакорных тундр арктической Сибири *C. ensifolia* subsp. *arctisibirica*; фоновое растение гипоарктических тундр Чукотки), участвуют также тундровые мхи (*Tomenthypnum nitens*, виды рода *Aulacomnium* — в смеси с упомянутыми выше мелкими формами). Обычно развиты торфянистые или грубогумусные органогенные подушки мощностью 3—8 см (до 15 см и более) и сизоватый глеевый горизонт; сеть трещинок гуще. Набор трав скромнее, существенную роль играют корневищные виды. Тундры микроплакоров особенно типичны для подзоны арктических тундр, тундры западин несут переходные признаки к гипоарктическим тундрам.

4. Для побережий острова, как и для всей подзоны, характерно полное отсутствие настоящей кустарниковой растительности: гипоарктические кустарниковые виды из рода *Salix* (*S. pulchra*, *S. glauca*, не говоря уж об арктической *S. reptans*) представлены арктическими экотипами со строго простратным ростом, хотя диаметр оснований стволиков может достигать 3—4 см при возрасте около 100 лет (сообщение Полозовой).

В межгорных котловинах более теплой западно-центральной части острова местами можно встретить обширные контуры пойменных и внепойменных низких кустарников с господством *Salix lanata* subsp. *richardsonii* и иногда другой кустарниковой расы *S. glauca* (*S. pulchra* сохраняет простратную форму даже на прогалинах в зарослях *S. lanata* высотой до 80—100 см). Эти межгорные котловины по облику растительности приближаются к типичным тундрам (как их энклавы), хотя по составу сообществ ближе к арктическим.

5. Для подзоны арктических тундр очень характерно господство криофитов в пойменной растительности; более или менее типичных пойменных видов мало: в основном *Chamerion latifolium*, *Crepis nana*, некоторые маки, *Leymus interior* (из них лишь последний не выходит за пределы высокой поймы).

6. Столь же характерны для более холодных вариантов подзоны редукция собственно болотной растительности, обеднение комплекса видов растений торфяных болот, преобладание минеральных болот с небогатым комплексом видов, таких как *Dupontia fisheri* и реже *D. psilosantha*, *Arctophila fulva*, мелкие ползучие лютики, *Pleuropogon sabinii*.

Что же отличает арктические тундры острова от всех остальных их подзональных аналогов из других секторов Арктики и от арктических тундр противолежащего побережья Чукотки? Прежде всего аномально высокое таксономическое разнообразие, в особенности видовое богатство сосудистых растений. Благодаря работам в первую очередь Петровского, но также и ряда других ботаников, список видов и подвидов сосудистых (в основном цветковых) растений увеличился с немногим более 140, известных Городкову, до около 370 (учитывая результаты наших работ в 1984—1986 гг.), что несколько превышает видовое разнообразие флоры гигантского Канадского Арктического архипелага (Porsild, 1964).[5] Из них свыше 320 видов и подвидов найдены в окрестностях бух. Сомнительной; однако и в районе бух. Роджерс (пос. Ушаковское), расположенном в несколько более холодном климате, сейчас известно свыше 200 видов. Между тем для сибирских конкретных флор из той же подзоны характерно вдвое-втрое меньшее видовое разнообразие сосудистых растений (немногим более 100 видов в конкретной флоре). Это проявляется и в большем видовом богатстве сообщества о. Врангеля (так, на микроплакорах площадью меньше 100 м² обычно можно встретить 40—60 видов сосудистых растений), и в высоком числе видов с повышенной активностью (около 70), и в значительном по арктическим масштабам эндемизме — 20 видов и подвидов (подробнее см. ниже).

Матвеева (1979) в отношении района бух. Марии Прончищевой показала, что из-за расширения экологической амплитуды видов в подзоне арктических

---

[5] Не следует, однако, забывать, что небольшой о. Врангеля как «ковчег» достаточно полно сохраняет флору обширного Берингийского сектора полярного шельфа, ныне затопленного морскими водами.

тундр в значительной степени стирается флористическое своеобразие экотопов. На о. Врангеля подобная тенденция также прослеживается, но более слабо: парциальные флоры многих классов экотопов (снежники, сухие щебнистые тундры, ксеротермные урочища южных склонов с криофитно-степной растительностью, минеральные болота, засоленные участки побережья) сохраняют значительное своеобразие.

Особенно бросаются в глаза не только проникновение на о. Врангеля в подзону арктических тундр многих видов, которые в более западных районах Арктики (в том числе на Таймыре) не проникают или почти не проникают в данную подзону, хотя и встречаются южнее (это можно было бы объяснить наличием специфических микрониш в гористом рельефе острова), но и активные позиции значительной части таких видов в растительном покрове острова — их широкая экологическая амплитуда, повсеместность, высокая численность популяций. Это и есть самое веское доказательство адаптированности подобных «южных» типов к суровому арктическому климату острова. В числе таких видов *Arctagrostis arundinacea*, *Carex misandra*, *Thalictrum alpinum*, *Eutrema edwardsii*, *Parrya nudicaulis* s. l., *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus*, *Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, *Polemonium boreale*, *Pedicularis verticillata*, *Valeriana capitata*, *Saussurea tilesii*, *Artemisia borealis*. (Другая группа видов с повышенной активностью на острове, отсутствующих в сибирских арктических тундрах, имеет амфиберингийский или американо-чукотский тип ареала: *Salix rotundifolia*, *S. phlebophylla*, *Artemisia glomerata*, преимущественно американский *Dryas integrifolia* и многие другие, в основном это горные виды).

Специфично для острова проникновение в подзону арктических тундр комплекса лугостепных, криофильностепных и даже отдельных типично степных видов (*Festuca lenensis*, *Carex duriuscula*, доминантов степей Даурии и Монголии), причем часть лугостепных видов, таких как *Carex obtusata*, *Potentilla arenosa*, *Silene repens*, — регулярные и массовые компоненты протяженных криофитностепных сообществ южных склонов, они встречаются даже в более холодном климате побережья бух. Роджерс (метеостанция «Остров Врангеля»).

Сопоставление стандартных климатических показателей метеостанций, расположенных в подзоне арктических тундр (Азиатский сектор), убеждает в том, что по совокупности показателей, по которым можно судить о теплообеспеченности лета, полоса арктических тундр южного побережья о. Врангеля практически холоднее всех более западных районов той же подзоны. Если сравнить данные метеостанций «Бухта Марии Прончищевой», «Бухта Сомнительная» и «Остров Врангеля» (бух. Роджерс), расположенных однотипно на берегах трех бухт, — средние температуры самого теплого месяца, июля, составят соответственно 4, 3.6 и 2.4 °С, средние максимальные (полдень!) температуры того же месяца — 7.5, 7.4 и 5.4, средние минимальные (полночь!) июля — 1.4, 0.7 и 0.4 (более сильное ночное охлаждение на побережьях острова!), сумма положительных среднемесячных температур — 7.9, 7.1 и 4.7. Лишь июнь в бух. Марии Прончищевой несколько холодней, чем в бухте Сомнительной (средняя температура 0.5° против 1.0; в бух. Роджерса — 0.4), однако уже в третьей декаде июня положение меняется на обратное: 2.9° в бух. Марии Прончищевой, 2.5 и 1.6 на побережьях острова. Правда, в дневное время (полдень) средняя температура июня в бух. Марии Прончищевой 2.8°, в бух. Роджерса 3, в бух. Сомнительной 4; зато августовские температуры на восточном побережье Таймыра выше и в среднем (3.4, 2.5, 1.9), и в полдень (6.2, 5.6, 4.4), и в полночь (1.2, 0, 0.1°). При этом все основные отличия растительного покрова южного побережья о. Врангеля от более западных секторов подзоны общи для районов бухт Сомнительной и Роджерс, несмотря на разную степень их выраженности (в бух. Роджерс — менее резко). В частности, в районе бух. Роджерс не столь редки и обедненные криофитностепные сообщества с господством *Carex obtusata*, присутствием *Silene repens*, *Eritrichium sericeum* subsp. *arctisibiricum*.

Иногда проникновение более «южных» видов в арктические тундры о. Врангеля пытаются объяснить более низкоширотным их положением (71.5—72° с. ш.) по сравнению с арктическими тундрами Таймыра, что неизбежно сказывается на повышении радиационного баланса (притока солнечной радиации). Однако

связь характера растительности с широтой очень косвенная и несравненно меньшая, чем с показателями теплообеспеченности лета. Так, на самой северной суше — Земле Пири (север Гренландии, 83° с. ш.) — из-за высокой континентальности климата снеговая линия проходит на высоте более 1 км, известно свыше 100 видов цветковых растений, а растительность в оазисах (местах, увлажненных за счет ручьев или снежников) имеет характер арктической тундры, в частности, широко распространены дриадовые и кассиопейные тундры; а ведь эта территория расположена много севернее области полярных пустынь Атлантического сектора и северо-западной части Канадского Арктического архипелага. По немноголетним данным, средняя июльская температура на Земле Пири выше 5 °С!

В проведенные климатологические сопоставления были включены данные метеостанции «Остров Айон», расположенной открыто на северо-западном побережье острова — на берегу Восточносибирского моря, на высокой песчаной террасе. Растительность района относится к северному варианту подзоны северных гипоарктических тундр: существенную роль в покрове играют гипоарктические кустарнички; на плакорах, в кочкарнике *Eriophorum vaginatum* местами не редки *Betula exilis* (со своим спутником — подберезовиком), морошка. Оказалось, что по ряду показателей (средние температуры июля и августа 4.3° и 3.6, сумма положительных среднемесячных температур 10.5°) теплообеспеченность лета на о. Айон меньше, чем в ряде более западных пунктов подзоны арктических тундр (о. Белый — 4.1°, 4.5, сумма положительных среднемесячных температур 11.3; о. Диксон — 4.6, 5.0 и 11; мыс Святой Нос — 4.4, 4.0 и 10.4). Почему же на о. Айон развиты гипоарктические тундры, а не арктические?

Анализ метеоданных показал, что от всех пунктов из подзоны арктических тундр о. Айон (типичные тундры) отличается заметно бо́льшим прогревом воздуха в июне (среднеиюньская температура 2.6° против —0.4—1.7 в метеостанциях из подзоны арктических тундр). Это особенно резко проявляется в I и отчасти II декадах июня и, кроме того, в дневных (полуденных) температурах июня и июля, особенно июня (7.5° на о. Айон против 1.5—2.8 в Западносибирском и Среднесибирском секторах, также на о. Котельном, 3.0—5.8 — в полосе арктических тундр Восточносибирского и Чукотского секторов). В августе же дневной прогрев воздуха на о. Айон (7.3°) становится меньше, чем в Западном секторе (7.5° — острова Белый, Диксон), где самый теплый месяц — август, июнь же с отрицательными средними температурами, зато сентябрь еще с положительными!

Но равноценны ли июньские и августовские кванты тепла для арктических растений? Ответ на этот вопрос зависит от феноритмотипа растений, сезонной динамики и кривой активности их фотосинтетического аппарата.

Мхи и в особенности лишайники, а также некоторые вечнозеленые и зимнелетне-зеленые сосудистые растения вполне способны эффективно использовать теплое время в августе и даже в начале сентября для фотосинтеза. Что же касается растений с «яровым» феноритмотипом, в первую очередь степных и криофитностепных видов с «выгоранием» листвы даже на о. Врангеля уже к началу—середине июля, то для них особенно важен прогрев воздуха в июне, тогда как августовское тепло не может дать того же эффекта для продукционной активности.

По наблюдениям на о. Врангеля в разные сезоны (в том числе в сезон 1985 г. с теплым июлем, августом и началом сентября), не только степные травы, но и многие фоновые криофильные травы и кустарнички (в том числе *Luzula confusa*, *Carex lugens*, все виды рода *Dryas*, виды рода *Salix*) дружно приобретают осеннюю окраску к началу или в самом начале августа. Для района бух. Роджерс имеются и прямые физиологические данные о снижении в августе (в период осенней раскраски листьев) продуктивности фотосинтеза у разных видов цветковых растений — *Salix phlebophylla*, *S. glauca*, *Dryas punctata*, *Claytonia arctica*, *Oxyria digyna* (Герасименко, Заленский, 1973: рис. 5; 1982: рис. 2); пик же ассимиляционной активности изученных 12 видов оказался приуроченным ко второй половине июля — самому теплому периоду, когда содержание хлорофилла в листьях достигает максимума (в августе оно быстро снижается).

Нельзя забывать также, что последняя декада июня в Арктике — период максимальной (по интенсивности и продолжительности) освещенности.

Таким образом, многие арктические травы и кустарнички имеют яровой феноритмотип. Следовательно, расчет теплообеспеченности лета для них в принципе должен делаться с поправкой на изменение «продукционной эффективности» тепла в разные отрезки вегетационного периода. Отчасти этим можно было бы объяснить более «дружное» проникновение многих континентальных видов растений в подзону арктических тундр в восточном секторе советской Арктики, где воздух прогревается несколько раньше. Но мизерных различий в прогреве воздуха в начале и середине июня между Восточным Таймыром и о. Врангеля, конечно, недостаточно для того, чтобы объяснить кардинальные различия в зональных позициях целой группы видов в Таймырском и Чукотском секторах, в частности на о. Врангеля.

В связи с этим автором была выдвинута гипотеза о том, что успех данного таксона (географической популяции, вида, группы видов) в адаптации к экстремально холодным условиям высоких широт определяется не только его преадаптивностью к холодному климату, но и историческими (палеоэкологическими, флорогенетическими) факторами, в которых происходила эволюционная адаптация конкретного вида (популяции) к арктическим условиям.

Благоприятные предпосылки для освоения многими «южными» (по их поведению на севере Сибири) типами экстремально холодных условий полосы арктических тундр о. Врангеля были созданы функционированием флорогенетической системы: о. Врангеля (межгорные котловины —— горы —— береговые равнины) ⇄ периодически осушавшийся полярный шельф (протянувшийся на несколько сот километров также к северу от острова) ⇄ горы Северо-Восточной Азии (и более отдаленные территории севера Азии) и северо-запада Северной Америки. В современную эпоху голоценовой межледниковой морской трансгрессии выступающая над шельфом и морем территория острова протяженностью более 100 км с запада на восток и около 70 км с юга на север представляет как бы миниатюрную горную страну с отдельными вершинами выше 1 км (гора Советская в Центральных горах, гора Высокая в южной цепи гор), с серией межгорных котловин и широких сквозных долин, окаймленную с юга и северо-запада неширокими щебневато-суглинистыми приморскими низменностями, с севера — обширной суглинистой низменностью Тундры Академии. Не будь этого гористого острова-«ковчега», сохраняющего даже в эпоху морской трансгрессии многие континентальные черты климата, каждая новая трансгрессия моря (а их было не менее 4 в четвертичное время) уничтожала бы полностью арктическую биоту и заселение шельфа после отступания моря всякий раз начиналось бы заново за счет дальних миграций преадаптированных видов с гор гипоарктической территории Чукотки и Аляски и из более отдаленных районов Северной Якутии и Канадского Арктического архипелага. Благодаря же существованию равнинно-гористой суши о. Врангеля, не покрывавшейся ни морем, ни покровными ледниками, развитие арктических флор и фаун в собственно арктической части «азиатской Берингии» происходило непрерывно, по-видимому, с конца неогена.

В эпохи осушения шельфа территория острова служила главным источником заселения оставленных морем пространств арктическими видами или арктическими экотипами более широко расселенных видов как со стороны своих окраинных глинистых и щебневато-суглинистых низменностей, сообщавшихся посредством долин с щебневато-суглинистыми внутренними котловинами, так и через речные долины, выносившие более грубый (песчано-галечный) материал и служившие путями расселения некоторых горных видов. В то же время территория острова принимала сумевших пройти по равнине выходцев отдаленных равнин и нагорий Азии и Америки. То, что расселение горных видов по шельфовой низменности представляло непростую экологическую проблему, следует из самого факта отсутствия на острове многих обычных видов нагорий Чукотки, произрастающих ныне на противолежащем берегу пролива Лонга (в частности, близ мыса Шмидта), таких как *Novosieversia glacialis*, *Diapensia obovata*, *Salix sphenophylla*, *Minuartia arctica*, *Saxifraga eschscholtzii*, *S. grandipetala*, *Draba stenopetala*, *Artemisia globularia* и многие др. Зато неко-

торые горные виды, все же сумевшие через осушенный шельф проникнуть на территорию современного острова, дали здесь «популяционный взрыв» — их островные популяции имеют намного более высокую численность, чем материковые, и освоили более широкий спектр экотопов (примеры — *Claytonia arctica*, *Saxifraga monticola*). В криоаридные интервалы широкого осушения шельфа остров оказывался вдали от побережья редуцированного Арктического океана, климатический контраст между внутренними котловинами и побережьями, характерный для эпох трансгрессий, сглаживался и континентальные элементы выходили из внутренних убежищ на открытые равнины.

В эпохи трансгрессий моря остров служил рефугиумом для аборигенных и проникших сюда с отдаленных территорий (аллохтонных) равнинных и горных видов. Разнообразие форм рельефа (включая средневысокие и низкие горные цепи, пенеплены типа мелкосопочника, обособленные возвышенности, лестницу террас в крупных долинах), литологических комплексов (карбонатные и кислые осадочные породы, частью метаморфизированные, гранитоиды и граниты преимущественно палеозойского и верхнетриасового возраста) и их пестрота, обусловленная очень сложной тектоникой, наконец, разнообразие климатов способствовали сохранению популяциями в пределах гостеприимного «ковчега» достаточно высокого уровня генетического разнообразия; они облегчали также адаптацию пришельцев из более южных районов к арктическим условиям и их некоторую эколого-генетическую трансформацию и диверсификацию. Во время следующей регрессии моря вокруг острова (и на всем протяжении осушенного шельфа, вплоть до гористого материка) вновь открывались обширные суглинистые пространства с песчано-галечными гривами, заселявшиеся со стороны острова и обоих материков, и это благоприятствовало размножению и расселению части новообразованных форм, смешению и гибридизации популяций, сохранившихся в островном и материковых рефугиумах. При этом во флористическом обмене между островом и периодически осушавшимся шельфом особое значение имело существование вокруг гористого ядра территории острова прерывистой полосы суглинистой равнины варьирующей ширины (от 1—2 до двух-трех десятков километров), выглядевшей в эпохи регрессии моря как высокая терраса и служившей то приемником и рефугиумом «шельфовых» видов, то плацдармом для их расселения.

Следы былого обмена без труда читаются в современной дифференциации растительного покрова острова. Так, равнинный шельфовый элемент представлен, в частности, фоновыми растениями редкотравных группировок глубоко растрескавшихся слабосульфатно-засоленных сухих полигональных поверхностей («арктические такыры») и приморских сухих луговин — циркумполярными высокоарктическими видами: *Puccinellia angustata*, *Potentilla pulchella*, *Gastrolychnis triflora*, *Draba arctogena*, местная раса *Taraxacum hyparcticum* и менее строго тяготеющими к побережью 2 видами *Cochlearia*, *Papaver schamurinii* (известен также из района мыса Шмидта, с Медвежьих островов и из низовьев Лены), *Pedicularis sudetica* subsp. *novaiae-zemliae*, *Papaver polare*. *Potentilla pulchella* и *Puccinellia angustata* представлены спорадически и в межгорных котловинах на засоленных растрескавшихся поверхностях высоких террас, низкогорных плато и седловин (зоны сульфидизации по тектоническим швам?) особыми экотипами (*Gastrolychnis triflora* в центре острова замещен близким *G. ostenfeldii*), к которым на карбонатных «такырах» присоединяются высокоарктические виды *Poa hartzii* (с его эндемичным вивипарным дериватом *P. vrangelica*), *Braya thorild-wulfii*, виды *Roegneria* и др. Можно предположить, что этот комплекс видов (включая те, что сейчас «прячутся» в межгорных котловинах) заселял осушенный шельф в криоаридные интервалы, в обстановке холодного аридного ультраконтинентального климата, когда травянистые гемигалофитные и галокальцефитные группировки «арктических такыров» могли входить в число фоновых сообществ. В эти же интервалы по суглинистым участкам осушенного шельфа, очевидно, расселялись криоксерофильный *Carex maritima* и степной *C. duriuscula*, последний в наиболее крупных очагах остепнения в Центральной и Северо-Восточной Якутии, также в Даурии и Монголии обычен на днищах долин и озерных котловин, весной хорошо увлажненных, но затем пересыхающих, с поверхностным накоплением солей: на о. Врангеля,

в окрестностях бух. Сомнительной крупный клон этого вида найден в краевой части 10—12-метровой террасы, в 80—100 м от берега моря (вместе с *Puccinellia angustata*, *Potentilla pulchella*, *Gastrolychnis triflora*, см.: Полозова, 1982).

В эпохи потепления и смягчения климата, постепенного затопления шельфа на остров могла проникнуть с запада группа равнинно-тундровых видов — *Salix reptans* с его спутником — полупаразитом *Pedicularis hirsuta* (оба имеют здесь восточную границу распространения, как и гемихионофит *Taraxacum arcticum*), с юга и юго-востока — *Carex lugens*, *Salix pulchra*, многие нивальные и гемигигрофильные берингийские виды, растения тундровых болот и др. Большинство этих видов или ограничено в своем распространении на острове равниной и межгорными котловинами, или проникает в горы по сходным местоположениям (террасам, шлейфам склонов, водотокам), и лишь равнинный *Salix pulchra* в своем распространении на острове преимущественно связан с горами.

Значительный комплекс горных видов Чукотки на острове также целиком или преимущественно связан с горами и их подножиями. В качестве примера назову ацидофильные *Potentilla uniflora*, *P. elegans*, *P. pulviniformis*, *Oxytropis czukotica*, *Salix phlebophylla*, из более мезоморфных видов — *Cassiope tetragona*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *tschuktschorum*; степные и криофильно-степные виды в южной части острова в основном приурочены к нижней трети южного макросклона Южной гряды гор.

Особый интерес представляет совместное произрастание на острове (обычно на разных местоположениях и экотопах) пар близкородственных видов, из которых один — горный, другой — «шельфовый». Таковы арктоальпийский горный *Saxifraga setigera* (диплоид) — высокоарктический *S. platysepala* (тетраплоид), амфиберингийский горный *S. monticola* (2n=28) — циркумполярный *S. caespitosa* (2n=80), *Gastrolychnis ostenfeldii* — *G. triflora*, *Astragalus tugarinovii* — *A. tolmaczevii* (*A. richardsonii* auct.), *Artemisia borealis* — *A. richardsoniana*.

На фоне низкого в целом эндемизма, характерного для высокоширотной Арктики, о. Врангеля с более 20 эндемичными (отчасти — субэндемичными) [6] видами и подвидами (по 2 или несколько — из родов *Papaver* (7), *Taraxacum* (5), *Oxytropis*, *Potentilla*, по 1 — из родов *Poa*, *Puccinellia*, *Trisetum*, *Salix*, *Claytoniella*) представляет заметную аномалию, свидетельствующую о том, что видообразование в Арктике не затухало на протяжении четвертичного времени даже в северных подзонах тундровой зоны. Часть эндемиков имеет крохотные («осколочные») ареалы, например *Potentilla wrangelii* с 3 микропопуляциями в верховьях р. Неизвестной, но большинство — регулярные компоненты растительного покрова. *Oxytropis wrangelii* (2n=64) из степной секции *Baicalia* (близкие гексаплоидные виды — *O. sverdrupii*, эндемик о. Айон, *O. schmorgunoviae* — растение реликтовых степных сообществ Колымы и Анюйского нагорья) в ряде районов острова — высокоактивный вид; 2 маленькие изолированные популяции найдены на Чукотском полуострове.

Развитый эндемизм, своеобразное сочетание на о. Врангеля различных элементов флоры, наличие специфических (минуя материковую Чукотку) географических связей флоры острова с Аляской, Канадским Арктическим архипелагом, континентальным севером Сибири заставляют повысить ранг фитохории о. Врангеля (вместе с соседним маленьким о. Геральда) во флористическом районировании с окружного до подпровинциального (в рамках Чукотской провинции Арктической области). Вместе с прилегающими территориями шельфа остров представляет один из важных флорогенетических узлов Эоарктики и Мегаберингии.

Пожалуй, не меньший интерес, чем видовой эндемизм во флоре острова, представляет то, что может быть названо популяционным эндемизмом: я имею в виду своеобразие островной популяции или популяций широко распространенных видов, проявляющееся, между прочим, не только в амплитуде варьи-

---

[6] В их числе 3 эндемичных вида из родов *Taraxacum* (секц. *Arctica*) и 1 из рода *Potentilla* выявлены автором летом 1986 г.

рования и в кариологии местных растений, но и в своеобразии их эколого-ценотических связей по сравнению с популяциями материковой Чукотки и других секторов Арктики. На острове оригинально решены многие проблемы филоценогенеза.

Так, на сухих обдуваемых (зимой отчасти оголенных от снега) окраинах высоких террас на приморской низменности доминирует своеобразная строго-простратная эколого-географическая раса гипоарктического вида *Salix glauca* (ближе всего она к простратной гренландской subsp. *callicarpaea*), заместившая на этом типе экотопов наиболее характерные для него в других районах Арктики виды простратных кустарничков *Dryas punctata* (на острове наиболее типичен для хорошо заснеженных подножий гор и низких горных террас), *Salix arctica* (практически отсутствует) и *S. sphenophylla* (отсутствует на острове). Западно-евразиатские популяции кустарника *S. glauca* характерны для олиготрофных гипоарктических редколесий и кустарниковых тундр (ивняков, ерников); чукотские материковые популяции, также кустарниковые, свойственны в основном сухим прогреваемым южным склонам, нередко они входят в окружение реликтовых степных сообществ, как и в перигляциальных ландшафтах Юго-Западной Гренландии. *S. glauca* subsp. *callicarpaea* на южном макросклоне некарбонатной Южной гряды местами доминирует на сухих обдуваемых выступах шлейфа, на уступах горных террас и в пологих депрессиях степных склонов, однако в карбонатных верховьях речных долин отсутствует. В центре острова (среднее течение р. Мамонтовой) наряду с простратной subsp. *callicarpaea* встречается и кустарниковая раса (subsp. *glauca*), образующая низкие заросли на поверхности террасоувалов и в долинах.

Выше уже отмечались тяготение врангельской расы гипоарктического равнинного вида *S. pulchra* к переувлажненным и даже умеренно увлажненным шлейфам, террасам и низким седловинам некарбонатных гор и ее облигатно-простратный рост даже среди кустарника *S. lanata*. Строго простратный габитус свойствен и самому массовому на острове виду ивы — арктическому *S. reptans*, доминирующему на суглинистых равнинах и высоких террасах речных долин, но далеко проникающему и в глубь гор; любопытно, что на материковой Чукотке вид представлен небольшими изолированными популяциями в основном в гористых районах вблизи наледей (в районе мыса Шмидта — на горных склонах).

Растение-убиквист подзоны арктических тундр Сибири — *S. polaris* — сохраняет на о. Врангеля, как и на западе Канадского Арктического архипелага, приуроченность к нивальным экотопам, свойственную этому виду повсеместно в полосе гипоарктических тундр. То же можно сказать и про поведение на острове ряда других хионофитов Арктики (*Saxifraga hyperborea*, *S. tenuis*, *Phippsia algida*, *Ranunculus nivalis*), которые в арктических и высокоарктических тундрах Сибири широко выходят на плакоры (на о. Врангеля это можно сказать, и то небезоговорочно лишь про *Ranunculus sulphureus* и *Taraxacum arcticum*).

Двумя-тремя морфологически различными экологическими расами представлены на о. Врангеля *Potentilla hyparctica*, *Saxifraga nivalis*, *Artemisia glomerata*, *Salix glauca*, *Oxytropis wrangelii*, *O. uschakovii*, некоторые виды родов *Papaver*, *Draba*.

Приведенные выше примеры иллюстрируют значительную условность разграничения в составе арктической фракции флоры «гемиарктов» и «эварктов» (по Чернову (1978); см. также: Чернов, Матвеева, 1986) по максимальной роли вида в растительном покрове соответственно типичных или арктических тундр. Таким образом, зональные позиции одного и того же вида могут существенно меняться в разных секторах Арктики в зависимости от современных ландшафтно-экологических (в том числе литолого-геоморфологических) и, конечно, от исторических — палеоэкологических условий, при которых происходила адаптация местной географической популяции вида к холодному арктическому климату: большое значение имеют длительность существования (возраст) популяции в данном районе и постепенность ландшафтно-климатических изменений. Если на о. Врангеля эти условия имелись, по-видимому, на протяжении всего четвертичного времени, то Западно- и Среднесибирскому секторам Арктики были

свойственны резкие палеогеографические перемены, связанные с формированием ледников и глубоким проникновением к югу в глубь равнины морских трансгрессий (на севере Западной Сибири — также с далекой экспансией к северу тайги и кустарниковых тундр в межледниковья). На Новосибирских островах условия для преемственного развития флоры существовали, но удаленность их гористых участков от субарктических нагорий Якутии и преобладание тонких алевритовых фракций в области шельфа затрудняли контакт островных арктических флор с более богатыми и древними субарктическими горными флорами (именно такой обмен питал флорогенез в районе о. Врангеля). Наконец, арктические тундры противолежащего острову побережья Чукотки сформировались в ходе голоценовой морской трансгрессии на базе богатых горных флор гипоарктической Чукотки, которые, после того как к ним подступил вплотную берег моря с густыми, почти не рассеивающимися морскими туманами, претерпели обеднение бореальными, арктобореальными, гипоарктическими и континентальными арктическими и арктоальпийскими видами, почти не получив компенсации в виде дополнительного притока арктических видов.

Приведу некоторые примеры изменения зональных позиций популяций одного и того же вида в разных секторах Арктики. Так, на Ямале и в Приуральском секторе *Minuartia macrocarpa* почти не выходит за пределы южных тундр (очевидно, как «радиант» одного из южных рефугиумов), на Таймыре же и на Чукотке он наиболее активен в арктических тундрах. *Salix reptans* на Таймыре и в Якутии — «гемиаркт», в Чукотском секторе — типичный «еваркт». Напротив, *S. polaris* — типичный «еваркт» на Таймыре и севере Якутии, в Чукотском же секторе, скорее, «гемиаркт».

Оптимум, который находит значительная часть «еварктов» в подзоне арктических тундр, — скорее синэкологический, чем аутэкологический или физиологический, он во многом связан с их невысокой конкурентной способностью в полосе гипоарктических тундр и со снижением напряженности конкурентных отношений в арктических тундрах, с истончением и фрагментацией здесь тундровой торфянистой дернины. Однако выход на плакоры ряда хионофильных видов в арктических тундрах Сибири — отнюдь не автоматический эффект снижения напряженности конкуренции, а сложная адаптация — иначе *Salix polaris* «завоевал» бы плакоры и на о. Врангеля. Кстати, на микроплакорах со слабокарбонатными почвами функцию *S. polaris* на острове отчасти выполняет амфиберингийский вид сходной жизненной формы — *S. rotundifolia*, в ацидофитных горных тундрах — *S. phlebophylla*. Интересно, что на о. Врангеля эти виды безраздельно господствуют в кустарничковых тундрах верхнего пояса гор (выше 300 м над ур. м.), первый — на карбонатных, второй — на кислых горных породах; ниже 300 м над ур. м. они делят господство с видами *Dryas* (соответственно с кальцефильным *D. integrifolia* и ацидофильным *D. punctata*). В арктической Средней и Восточной Сибири таково же взаимоотношение *Salix polaris* и *Dryas punctata* на зональной арене.

Таким образом, практика геоботанических, флористических и экологических исследований заставляет нас многократно убеждаться в справедливости широкоизвестного положения: вид — не монолитное, жесткое целое, а сложная система географических и экотопологических популяций, отражающая дифференциацию природных условий в пределах ареала вида и различие исторических судеб конкретных популяций. Выравнивающая роль панмиксии у растений как у прикрепленных организмов невелика (Грант, 1985) и имеет небольшой радиус эффективности. Поэтому именно конкретные географические популяции в перспективе должны стать основными рабочими единицами в практике флористических, экологических и синэкологических (геоботанических) исследований, в том числе и при изучении адаптаций растений к экстремальным условиям.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Очерк флоры и растительности о. Б. Ляховского. — Тр. ААНИИ, 1963, т. 224, с. 6—36. — *Герасименко Т. В., Заленский О. В.* Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 11, с. 1655—1666. — *Герасименко Т. В., Заленский О. В.* Особенности ассимиляционной деятельности растений в экосистемах тундровой зоны. — В кн.: Пространственная структура экосистем. Л.: Наука, 1982,

с. 128—143. — *Городков Б. Н.* Растительность и почвы о. Котельного. — В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 7—132. — *Городков Б. Н.* Почвенно-растительный покров острова Врангеля. — В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958а, с. 5—58. — *Городков Б. Н.* Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере острова Врангеля. — Там же, 1958б, с. 59—94. — *Грант В.* Проблема генетического потока в географическом масштабе. — Журн. общ. биологии, 1985, т. 46, № 1, с. 20—31. — *Матвеева Н. В.* Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 78—109. — *Матвеева Н. В., Заноха Л. Л.* О флоре и растительности острова Сибирякова. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 5, с. 616—624. — *Матвеева Н. В., Чернов Ю. И.* Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр. I. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 6, с. 938—953; II. — Там же, 1978, т. 63, № 3, с. 313—325. — *Петровский В. В.* Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 3, с. 332—343. — *Петровский В. В.* Список сосудистых растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 1, с. 113—126. — *Петровский В. В.* Дополнение к списку растений флоры острова Врангеля. — Нов. систем. высш. раст., 1983, т. 20, с. 196—199. — *Петровский В. В.* Очерк растительности острова Врангеля. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 6, с. 742—751. — *Петровский В. В., Жукова П. Г.* Полиплоиды и диплоиды во флоре сосудистых растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 749—760. — *Полозова Т. Г.* О находке *Carex duriuscula* (*Cyperaceae*) на острове Врангеля. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 8, с. 1142—1148. — *Чернов Ю. И.* Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 167 с. — *Чернов Ю. И., Матвеева Н. В.* Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 166—200. — *Чернов Ю. И., Матвеева Н. В.* Южные тундры в системе зонального деления. — В кн.: Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986, с. 192—204. — *Юрцев Б. А.* Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий Арктики. — В кн.: Всесоюз. совещ. «Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях»: Тез. докл. М., 1986, с. 146—148. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщение 1. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1979а, т. 84, вып. 5, с. 111—122. Сообщение 2. — Там же, 1979б, т. 84, вып. 6, с. 74—83. — *Porsild A. E.* Illustrated flora of the Canadian Arctic archipelago. 2nd ed. Ottawa, 1964. 218 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 III 1987.

SUMMARY

The vegetative cover of Wrangel Island belongs to the arctic tundra subzone, but differs from other sectors of the subzone by the 2—3 times greater diversity of vascular plant species (a significant floristic differentiation of habitats), as well as by the presence or even by the high activeness (within the subzone) of many species and even genera, which do not penetrate into it within the Taimyr Peninsula. These „southern' features of the island plant cover cannot be explained in terms of greater summer warmth. An alternative explanation of the phenomena could be offered by the possibility of prolonged, step-by-step adaptation of plants to the extremely cold climate due to the permanent acting in the Late Cenozoic of the florogenetic system: the Wrangel I. area (the mountains — the coastal plains — the intermontane depressions) ⇄ the periodically exposed shelf ⇄ the mountains of Chukotka and Alaska. A prominent (on the arctic scale) endemism in the island flora (over 20 species and subspecies of flowering plants) is supplemented by the peculiarity of the insular populations of many wide-spread species (including their unusual positions in the plant cover).

УДК 581.9 (571.651)

В. В. Петровский, Т. В. Плиева

О ФЛОРЕ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АНЮЙСКОГО ХРЕБТА (ЗАПАДНАЯ ЧУКОТКА)

V. V. PETROVSKY, T. V. PLIEVA. ON THE FLORA OF THE EASTERN PART OF THE ANYUYSKY MOUNTAIN RANGE (THE WESTERN CHUKOTKA)

Приводится и обсуждается видовой состав флоры сосудистых растений восточной части Анюйского хребта в междуречье рек Большой и Малый Анюй. Дается краткий биогеографический очерк района и на основе сравнения пяти конкретных флор анализируются особенности региональной флоры, насчитывающей 387 видов.

Анюйский хребет представляет собой наиболее значительное поднятие в южной части Анюйского нагорья. В осевой части хребта гребни имеют высоту 1000—1500, а отдельные вершины 1600—1700 м над ур. м. Простираясь с запада на восток, хребет является водоразделом двух крупных притоков р. Колымы — Большого и Малого Анюя. На большей части хребта, исключая восточную его оконечность, преобладают ландшафты горной лесотундры с характерным для северо-востока СССР чередованием лесной растительности по днищам и бортам долин с горными тундрами на склонах и вершинах в среднем и верхнем поясах гор. Редкостойные лиственничники из *Larix cajanderi* абсолютно преобладают в лесном поясе. Лишь на террасах рек встречаются чозениевые и тополево-чозениевые рощи, обширные заросли кустарничковых ив, а местами — небольшие участки кочкарных пушицевых тундр с *Eriophorum vaginatum*. В тундровом поясе отмечается большое разнообразие сообществ. В полосе контакта лесной и тундровой растительности, особенно на склонах южных экспозиций, нередко отмечаются сообщества с господством *Pinus pumila*. Выше них по склонам обычны кустарничковые группировки с доминирующими *Dryas punctata*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum subholarcticum* и др. Группировки такого типа обычны даже на самых высоких вершинах, хотя на выровненных и защищенных от ветров участках, расположенных на высотах более 1200 м над ур. м., начинают преобладать лишайниковые тундры со сравнительно бедным набором сосудистых растений. Значительные площади в верхнем поясе гор занимают каменистые россыпи и щебнистые осыпи на крутых склонах, где одиночно или группами поселяются в основном немногочисленные виды цветковых. Участки с разреженной растительностью обычны также по краям наледей и на моренах стаявших ледников. И характер растительности, и экологическая структура флоры указывают на континентальный характер климата в районе. Это подтверждается и данными ближайшей метеостанции Илирней (см.: Справочник по климату СССР, 1966—1968).

Общее представление о флоре района слагается на основе непосредственного изучения пяти конкретных флор (КФ) в разных частях района и флор примыкающих территорий, где проводились аналогичные ботанико-географические исследования (табл. 1). Четыре КФ изучены на смежных территориях южного макросклона Анюйского хребта, в то время как на северном макросклоне исследована лишь одна КФ — в окрестностях оз. Уткугытхып (см. рисунок). В целом флора района насчитывает 387 видов сосудистых растений, тогда как в отдельных КФ отмечено от 264 до 306 видов. Данные географического анализа, представленные в табл. 2, указывают на несомненно гипоарктический характер

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав конкретных флор

Вид	КФ-1	КФ-2	КФ-3	КФ-4	КФ-5
	руч. Лисий	руч. Спутник	р. Быстрянка	р. Рыбная	оз. Уткугытхын
Woodsia ilvensis (L.) R. Br.	—	+	+	+	+
W. glabella R. Br.	+	+	+	+	+
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.	+	+	+	+	+
Dryopteris fragrans (L.) Schott	+	+	+	+	+
Cryptogramma stelleri (S. G. Gmel.) Prantl	—	—	—	—	+
Botrychium lunaria (L.) Sw.	+	—	+	+	—
Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.	+	+	+	+	+
E. fluviatile L.	—	+	+	—	—
E. pratense Ehrh.	+	—	—	—	—
E. scirpoides Michx.	+	+	+	+	+
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr.	+	+	+	+	+
Lycopodium pungens (Desv.) La Pyl. ex Iljin	—	—	—	+	—
L. selago L. subsp. *arcticum* Tolm.	+	+	+	+	+
Selaginella sibirica (Milde) Hieron.	+	+	+	+	+
Larix cajanderi Mayr	+	+	+	+	+
Pinus pumila (Pall.) Regel	+	+	+	+	+
Juniperus sibirica Burgsd.	+	+	+	—	+
Sparganium minimum Hult.	—	—	—	+	+
Potamogeton alpinus Balb.	—	—	—	—	+
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	+	+	+	+	+
Alopecurus alpinus Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz.	—	+	—	+	—
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal.	+	+	+	+	+
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	+	+	+	+	+
Agrostis vinealis Schreb. subsp. *kudoi* (Honda) Tzvel.	—	+	+	+	—
Calamagrostis holmii Lange	+	+	+	+	+
C. langsdorffii (Link) Trin.	+	—	+	—	—
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	+	—	+	+	—
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	+	+	+	+	+
C. purpurea (Trin.) Trin.	+	+	+	+	+
C. purpurascens R. Br.	+	+	+	+	+
Deschampsia sukatschewii (Popl.) Roshev.	+	+	+	+	—
Trisetum molle Kunth	+	+	—	—	+
T. spicatum (L.) K. Richt.	+	+	+	+	+
Helictotrichon dahuricum (Kom.) Kitag.	+	+	+	—	—
Pleuropogon sabinii R. Br.	—	—	—	+	—
Poa alpigena (Blytt) Lindm.	—	—	—	+	—
P. alpigena var. *colpodea* (Th. Fries) Scholand.	—	—	—	+	—
P. arctica R. Br.	+	+	+	+	+
P. glauca Vahl	+	+	+	+	+
P. malacantha Kom.	+	+	+	+	+
P. paucispicula Scribn. et Merr.	+	+	+	+	+
P. sibirica Roshev.	—	—	—	+	+
P. pratensis L.	+	+	+	+	+
P. pseudoabbreviata Roshev.	+	+	—	—	—
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	—	+	+	+	+
Festuca altaica Trin.	+	+	+	+	+
F. auriculata Drob.	—	+	+	+	+
F. brachyphylla Schult. et Schult.	+	+	+	+	+
F. brevissima Jurtz.	+	—	—	—	—
F. hyperborea Holmen	—	—	—	—	+
F. rubra L.	—	+	+	+	—
Bromus arcticus Shear	—	—	+	—	—
B. pumpellianus Scribn.	+	+	+	+	+
Roegneria borealis (Turcz.) Nevski	+	+	+	+	+
R. jacutensis (Drob.) Nevski	+	—	—	+	+
R. macroura (Turcz.) Nevski	—	+	+	+	—
R. nepliana V. Vassil.	—	—	—	—	+
R. scandica Nevski	+	—	—	—	+
R. villosa V. Vassil.	+	—	+	—	—
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	+	+	+	+	+
Eriophorum brachyantherum Trautv. et C. A. Mey.	—	—	—	+	—

Вид	КФ-1 руч. Лисий	КФ-2 руч. Спутник	КФ-3 р. Быстрянка	КФ-4 р. Рыбная	КФ-5 оз. Уткугытхын
E. callitrix Cham. ex C. A. Mey.	+	+	+	+	+
E. polystachyon L.	+	+	+	+	+
E. russeolum Fries	+	—	+	+	+
E. scheuchzeri Hoppe	+	+	+	+	+
E. triste (Th. Fries) Hadaĉ et A. Löve	+	+	+	+	+
E. vaginatum L.	+	+	+	+	+
Baeothryon cespitosum (L.) A. Dietr.	+	+	+	+	+
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.	+	+	+	+	+
K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz.	+	+	+	+	—
Carex appendiculata (Trautv. et C. A. Mey.) Kük.	—	—	—	+	—
C. aquatilis Wahl.	—	—	—	—	+
C. atrofusca Schkuhr.	+	+	+	+	+
C. capitata L.	+	+	+	+	—
C. chordorrhiza Ehrh.	—	+	—	+	+
C. curta Good.	—	—	—	—	+
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	+	+	+	+	+
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.	+	+	+	+	+
C. glacialis Mackenz.	+	+	+	+	—
C. gynocrates Wormsk.	+	+	+	+	+
C. holostoma Drej.	+	+	+	+	+
C. lugens H. T. Holm	+	+	+	+	+
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	+	+	+	+	+
C. misandra R. Br.	+	+	+	+	+
C. norvegica Retz.	+	+	+	+	+
C. obtusata Liljebl.	+	+	+	+	+
C. podocarpa R. Br.	+	+	+	+	+
C. pediformis C. A. Mey.	—	—	+	+	+
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	—	—	—	+	+
C. rostrata Stokes	—	+	+	+	+
C. rotundata Wahlenb.	+	+	—	+	+
C. rupestris Bell. ex All.	+	+	+	+	+
C. saxatilis ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela	+	+	+	+	+
C. scirpoidea Michx.	+	+	+	+	+
C. spaniocarpa Steud.	—	+	—	—	—
C. stans Drej.	+	+	+	+	+
C. tenuiflora Wahlenb.	—	+	+	+	—
C. tripartita All.	—	+	+	+	+
C. vaginata Tausch	+	+	+	+	+
C. williamsii Britt.	—	+	+	+	+
Juncus albescens (Lange) Fern.	—	—	—	+	+
J. biglumis L.	+	+	+	+	+
J. castaneus Smith	+	+	+	+	+
J. leucochlamys Zing. ex Krecz. var. *borealis* Tolm.	+	+	+	+	+
J. triglumis L.	+	+	+	+	+
Luzula confusa Lindeb.	+	+	+	+	+
L. multiflora (Retz.) Lej.	+	+	+	+	+
L. nivalis (Laest.) Spreng.	+	+	+	+	+
L. parviflora (Ehrh.) Desv.	—	—	+	+	+
L. rufescens Fisch. ex E. Mey.	+	+	+	+	+
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	—	+	—	+	+
L. wahlenbergii Rupr.	+	+	—	—	+
L. unalaschkensis (Buchen.) Satake	+	—	—	—	+
Tofieldia coccinea Richards.	+	+	+	+	+
T. pusilla (Michx.) Pers.	+	+	+	+	+
Veratrum oxysepalum Turcz.	+	+	+	+	+
Allium schoenoprasum L.	—	+	+	+	—
A. strictum Schrad.	+	+	+	+	+
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	+	+	+	+	+
Coeloglossum viride (L.) Hartm.	+	+	+	+	—
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.	+	+	+	+	—
Salix alaxensis Cov.	+	+	+	+	+
S. anadyrensis Flod.	+	+	+	+	+
S. arctica Pall.	—	+	+	—	—
S. arctica Pall. subsp. *jamu-taridensis* (A. Skvorts.) Petrovsky	—	+	—	—	—

Вид	КФ-1 руч. Лисий	КФ-2 руч. Спутник	КФ-3 р. Быстрянка	КФ-4 р. Рыбная	КФ-5 оз. Уткугытхын
S. bebbiana Sarg.	—	—	—	+	—
S. boganidensis Trautv.	+	+	+	+	+
S. fuscescens Anderss.	+	+	+	+	+
S. glauca L.	+	+	+	+	+
S. hastata L.	+	+	+	+	+
S. krylovii E. Wolf	+	+	+	+	+
S. lanata subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	+	+	+	+	+
S. myrtilloides L.	+	+	—	—	—
S. phlebophylla Anderss.	+	+	—	—	+
S. polaris Wahlenb.	+	+	+	+	+
S. pulchra Cham.	+	+	+	+	+
S. recurvigemmis A. Skvorts.	+	+	+	+	—
S. reticulata L.	+	+	+	+	+
S. rotundifolia Trautv.	+	—	—	—	—
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	+	+	+	+	+
S. schwerinii E. Wolf	+	+	+	+	+
S. sphenophylla A. Skvorts.	+	+	+	+	+
S. tschuktschorum A. Skvorts.	+	+	+	+	+
Populus suaveolens Fisch.	+	+	+	+	—
Betula exilis Sukacz.	+	+	+	+	+
B. extremiorientalis Kuzen. et V. Vassil.	—	—	—	+	—
B. middendorffii Trautv. et Mey.	+	—	+	+	+
Alnus fruticosa Rupr.	+	+	+	+	+
Oxyria digyna (L.) Hill	+	+	+	+	+
Rumex arcticus Trautv.	—	+	—	—	—
R. graminifolius Lamb.	—	+	+	+	—
Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	+	+	+	+	+
P. laxmannii Lepech.	—	+	+	—	—
P. tripterocarpum A. Gray	+	+	+	+	+
P. viviparum L.	+	+	+	+	+
Koenigia islandica L.	+	—	—	—	+
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	+	+	+	+	+
Stellaria ciliatosepala Trautv.	+	+	+	+	+
S. dahurica Willd. ex Schlecht.	—	—	+	—	—
S. edwardsii R. Br.	+	+	—	+	+
S. fischeriana Ser.	+	+	+	+	+
S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir.	—	—	—	—	+
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	+
C. jenisejense Hult.	—	+	+	+	+
Sagina intermedia Fenzl	+	+	—	—	+
Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell.	+	+	+	—	+
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	+	+	+	+	—
M. obtusiloba (Rydb.) Hause	+	+	+	+	+
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	+	+	+	+	+
M. stricta (Sw.) Hiern	+	+	+	+	—
M. verna (L.) Hiern	—	+	—	—	—
Arenaria capillaris Poir.	—	+	+	+	+
A. tschuktcshorum Regel	—	—	—	—	+
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	+	+	+	+	—
Wilhelmsia physodes (Ser.) McNeil	+	+	+	+	+
Silene acaulis (L.) Jacq.	+	+	+	+	—
S. stenophylla Ledeb.	+	+	+	+	+
S. repens Patr.	—	+	+	+	+
Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	+	+
G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	+	+
G. angustiflora Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhan.	+	+	—	+	—
Dianthus repens Will.	—	—	+	+	+
Caltha arctica R. Br.	—	+	+	+	+
Trollius membranostylis Hult.	+	+	+	+	—
Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp.	+	+	+	+	+
D. brachycentrum Ledeb.	—	+	—	—	—
Aconitum productum Reichenb.	+	+	+	+	+

Вид	КФ-1 руч. Лисий	КФ-2 руч. Спутник	КФ-3 р. Быстрянка	КФ-4 р. Рыбная	КФ-5 оз. Уткугытхын
Anemone richardsonii Hook.	+	+	+	+	+
A. sibirica L.	+	+	—	+	+
Pulsatilla multifida (G. Pritz.) Juz.	+	+	+	+	+
P. dahurica (Fisch. ex DC.) Spreng.	+	+	+	—	—
Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm.	—	—	—	+	—
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch. subsp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janch. ex Petrovsky	—	—	—	—	+
Ranunculus affinis R. Br.	—	+	+	—	—
R. gmelinii DC.	—	—	—	—	+
R. hyperboreus Rottb.	—	—	—	—	+
R. lapponicus L.	—	—	—	+	+
R. nivalis L.	+	+	+	+	+
R. pallasii Schlecht.	—	—	—	+	+
R. pygmaeus Wahlenb.	—	+	—	—	—
R. reptans L.	—	—	—	—	+
R. sulphureus C. J. Phipps	—	—	—	—	+
R. spitsbergensis Hadaĉ	—	—	—	—	+
R. turneri Greene	—	—	—	+	—
Thalictrum alpinum L.	+	+	+	+	+
Papaver anjuicum Tolm.	+	+	—	—	—
P. detritophilum Petrovsky	+	+	+	—	—
P. hypsipetes Petrovsky	+	+	+	+	+
P. lapponicum (Tolm.) Nordh.	+	—	—	—	—
P. microcarpum Tolm.	+	+	+	+	—
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky	+	+	+	+	—
Dicentra peregrina (Rudolph) Makino	+	+	+	+	—
Corydalis arctica M. Pop.	+	+	+	+	+
Eutrema edwardsii R. Br.	+	+	+	+	+
Erysimum hieracifolium L.	—	+	+	+	—
E. pallasii (Pursh) Fern.	—	+	+	+	+
Cardamine bellidifolia L.	+	+	+	+	+
C. hyperborea O. E. Schulz	+	+	+	+	+
C. pratensis L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz	—	+	+	+	+
Arabis septentrionalis N. Busch	+	—	—	+	—
A. umbrosa Turcz.	+	+	+	+	—
Parrya nudicaulis (L.) Regel	+	+	+	+	+
Ermania parryoides (Cham.) Botsch.	+	+	+	—	—
Draba chamissonis G. Don.	—	+	—	—	—
D. cinerea Adams	—	+	+	+	—
D. fladnizensis Wulf.	+	+	—	—	—
D. hirta L.	+	+	+	+	+
D. kamtschatica (Ledeb.) N. Busch	+	—	—	+	—
D. lonchocarpa Rydb.	—	+	+	+	+
D. nivalis Liljebl.	+	+	+	+	+
D. parvisiliquosa Tolm.	—	+	+	—	—
D. pauciflora R. Br.	—	+	+	—	—
D. pilosa DC.	+	+	+	+	—
D. pseudopilosa Pohle	+	+	+	+	—
Rhodiola rosea L.	—	—	—	+	—
Saxifraga cespitosa L.	+	—	+	—	—
S. calycina Sternb.	+	+	+	—	—
S. cernua L.	+	+	+	+	+
S. eschscholtzii Sternb.	+	+	+	+	—
S. foliolosa R. Br.	+	+	+	+	+
S. funstonii (Small) Fedde	+	+	+	+	+
S. grandipetala (Engl. et Irmsch.) Losinsk.	—	+	+	—	—
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	+	+	+	+	+
S. hirculus L.	+	+	+	+	+
S. hyperborea R. Br.	+	+	+	+	+
S. nelsoniana D. Don.	+	+	+	+	+
S. nivalis L.	+	+	+	+	+
S. oppositifolia L.	+	+	—	—	—
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	—	—

Вид	КФ-1	КФ-2	КФ-3	КФ-4	КФ-5
	руч. Лисий	руч. Спутник	р. Быстрянка	р. Рыбная	оз. Уткугытхын
S. punctata L. (=*S. redowskiana* Sternb.)	+	+	+	+	+
S. serpyllifolia Pursh	+	+	+	—	—
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	+	+	+	+	+
Chrysosplenium alternifolium L.	+	+	+	—	+
Ch. alternifolium L. subsp. *arctomontanum* Petrovsky	+	+	—	—	+
Ch. tetrandrum (Lund) Th. Fries	—	—	—	+	+
Ch. wrightii Franch. et Savat.	—	+	—	—	—
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	+
P. palustris L.	+	+	+	+	+
Ribes triste Pall.	+	+	+	+	+
Spiraea stevenii (Schneid.) Rydb.	+	+	+	+	+
Rubus arcticus L.	+	+	+	+	+
R. chamaemorus L.	+	+	+	+	+
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz	+	+	+	+	+
Comarum palustre L.	+	+	+	+	+
Potentilla anachoretica Soják	—	—	—	+	+
P. arenosa (Turcz.) Juz.	+	+	+	+	+
P. crebridens Juz.	+	+	+	+	+
P. elegans Cham. et Schlecht.	+	+	+	+	+
P. hyparctica Malte	+	+	+	—	+
P. hyparctica Malte subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky	+	+	—	+	—
P. nivea subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz.	+	+	+	+	+
P. stipularis L.	+	+	+	+	+
P. uniflora Ledeb.	+	+	+	+	+
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	+	+	+	+	+
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene	+	—	+	—	—
Dryas grandis Juz.	+	—	—	+	+
D. punctata Juz.	+	+	+	+	+
Sanguisorba officinalis L.	—	+	+	+	—
Rosa acicularis Lindl.	+	+	+	+	+
Astragalus alpinus L.	+	+	+	+	+
A. frigidus (L.) A. Gray	—	—	+	+	+
A. kolymensis Jurtz.	+	+	+	+	+
A. schelichovii Turcz.	—	—	+	+	+
A. umbellatus Bunge	+	+	+	+	—
Oxytropis czukotica Jurtz.	+	+	+	+	+
O. leucantha (Pall.) Bunge s. l.	—	—	+	—	—
O. maydelliana Trautv.	—	+	+	+	—
O. mertensiana Turcz.	—	—	+	+	—
O. middendorffii Trautv. subsp. *coerulescens* Jurtz. et Petrovsky	—	—	—	+	—
O. semiglobosa Jurtz.	—	—	+	+	—
O. vassilczenkoi Jurtz.	+	+	+	+	+
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell.	+	+	+	+	+
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	+	+	+	+	+
Viola epipsiloides A. et D. Löve	+	—	—	+	+
V. biflora L.	—	—	+	—	—
Chamerion angustifolium (L.) Holub	+	+	+	+	+
Ch. latifolium (L.) Holub	+	+	+	+	+
Epilobium arcticum Sam.	—	—	—	—	+
E. davuricum Fisch. ex Hornem.	+	—	—	+	—
Hippuris vulgaris L.	—	—	—	+	+
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk.	—	—	+	+	+
Pyrola grandiflora Radius	+	+	+	+	+
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	+	+	+	+	+
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	+	+	+	+	+
Rhododendron parvifolium Adams	+	+	+	+	+
Cassiope tetragona (L.) D. Don	+	+	+	+	+
Andromeda polifolia L.	+	+	+	+	+
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	—	—	+	+	+
Arctous alpina (L.) Niedenzu	+	+	+	+	+
A. erytrocarpa Small	+	+	+	+	—
Vaccinium vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.	+	+	+	+	+

Вид	КФ-1 руч. Лисий	КФ-2 руч. Спутник	КФ-3 р. Быстрянка	КФ-4 р. Рыбная	КФ-5 оз. Уткугытхын
V. uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange	+	+	+	+	+
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	—	+	—	+	+
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	+	+	+	+	+
Androsace chamaejasme Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobk.	+	+	+	+	—
A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.	—	+	+	—	—
A. septentrionalis L.	—	+	+	+	+
Armeria maritima (Mill.) Willd.	+	+	+	+	—
Gentiana algida Pall.	+	+	+	+	+
G. barbata Froel.	+	+	+	+	—
G. glauca Pall.	+	+	+	+	+
G. prostrata Haenke	—	+	—	—	—
G. tenella Rottb.	+	+	+	+	+
Polemonium acutiflorum Willd.	+	+	+	+	+
Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk. et Serg.	—	+	+	—	+
Dracocephalum palmatum (Willd.) Standl.	+	+	+	+	+
Thymus oxyodontus Klok.	—	+	+	+	—
Lagotis minor (Willd.) Standl.	+	+	+	+	+
Castilleja rubra (Drob.) Rebr.	+	+	+	+	—
Pedicularis adamsii Hult.	+	+	+	+	+
P. amoena Adam ex Stev.	+	+	+	+	+
P. capitata Adam	—	+	+	+	+
P. labradorica Wirsing	+	+	+	+	+
P. langsdorffii Fisch. ex Stev.	—	—	—	+	—
P. lapponica L.	+	+	+	+	+
P. oederi Vahl	+	+	+	+	+
P. sudetica Willd.	—	+	+	+	—
P. sudetica subsp. *albolabiata* Hult.	—	—	—	+	—
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	+	+	—	—	+
Utricularia minor L.	—	—	—	—	+
Pinguicula villosa L.	+	+	+	+	—
Galium boreale L.	+	+	+	+	+
Linnaea boreale L.	+	+	+	+	+
Valeriana capitata Pall. ex Link	+	+	+	+	+
Campanula uniflora L.	+	+	—	—	—
Aster alpinus L.	—	—	+	—	+
A. sibiricus L.	—	+	—	+	—
Erigeron eriocephalus J. Vahl	—	—	+	+	+
E. humilis J. Grah.	—	+	+	+	+
E. politus Fries	+	+	+	+	—
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman	+	+	+	+	+
A. villifera Boriss.	—	+	+	+	—
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	+	+	+	+	—
Dendranthema mongolicum (Ling.) Tzvel.	+	+	—	—	—
Artemisia arctica Less.	+	+	+	+	+
A. borealis Pall.	+	+	+	+	+
A. glomerata Ledeb.	+	+	+	+	—
A. flava Jurtz.	+	+	+	+	—
A. furcata Bieb.	+	+	+	+	+
A. kruhsiana Bess.	+	+	+	+	+
A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke	+	+	+	+	—
A. tilesii Ledeb.	—	+	+	+	—
Nardosmia glacialis Ledeb.	+	+	+	+	+
N. gmelinii Turcz. ex DC.	+	—	+	+	+
N. frigida L. Hook.	—	—	—	+	+
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	+	+	+	+	+
A. iljinii (Maguire) Iljin	+	+	+	+	+
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	—	—	—	+	—
S. frigidus (Richards.) Less.	—	+	+	+	—
S. integrifolius (L.) Clairv.	—	+	+	—	—
S. resedifolius Less.	+	+	+	+	—
S. jacuticus Schischk.	+	+	+	—	—
S. tundricola Tolm.	—	—	+	+	+
Saussurea oxyodonta Hult.	—	—	—	+	—
S. schanginiana (Wydl.) Fisch. ex Herd.	—	—	+	—	—

Вид	КФ-1 руч. Лисий	КФ-2 руч. Спутник	КФ-3 р. Быстрянка	КФ-4 р. Рыбная	КФ-5 оз. Уткугытхын
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb.	+	+	+	+	+
Taraxacum alascanum Rydb.	+	+	—	+	+
T. arcticum (Trautv.) Dahlst.	—	+	+	—	+
T. ceratophorum (Ledeb.) DC.	+	+	+	+	+
T. hyparcticum Dahlst.	—	—	—	—	+
T. korjakorum Chark. et Tzvel.	—	+	—	—	—
T. lateritium Dahlst.	+	+	—	+	—
T. macilentum Dahlst.	—	+	+	+	+
T. sibiricum Dahlst.	+	+	+	+	—
T. tamarae Chark. et Tzvel.	—	—	—	+	—
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	+	+	+	—	+
C. nana Richards.	+	+	+	—	+

региональной флоры, хотя собственно гипоарктический элемент не преобладает ни во флоре всего района, ни в отдельных КФ. Однако виды гипоарктической фракции вместе с арктобореальными видами, находящими свой экологический оптимум как раз в полосе контакта лесной и тундровой растительности, наиболее активны в районе и именно они определяют здесь общий характер флоры и облик растительных сообществ.

Сравнение флоры восточной части Анюйского хребта (ВЧАХ) с изученными ранее флорами Люпвеемского горного массива (ЛГМ) (Заславская, Петровский, 1983) и колымо-анадырского водораздела (КАВ) (Петровский, Плиева, 1986) более отчетливо выявляет ботанико-географические особенности вновь изученного района и дает возможность установить факторы, определяющие сходство и различия флор трех горно-лесотундровых районов Западной Чукотки. При общем значительном сходстве видового состава и географических спектров всех трех региональных флор (РФ) очевидны и определенные различия в их структуре. По сравнению с другими флора ВЧАХ имеет более высокий процент циркумполярных видов, что можно объяснить наличием в районе двух широких речных долин (Большого и Малого Анюя), связанных непосредственно с Колымской низменностью, где роль циркумполярных видов весьма велика. Точно так же вторая позиция, занимаемая во флоре ВЧАХ восточносибирско-западноамериканскими видами, обусловлена меньшей изолированностью этого района, его соседствующим положением по отношению к Колымской равнине, где прошлое флористическое влияние берингийского шельфа сейчас обнаруживается достаточно отчетливо.

Сравнение географических спектров трех региональных флор дает возможность проследить определенные флуктуации в распределении отдельных географических элементов на юге Анюйского нагорья и установить вероятные причины этих флуктуаций. Так, меньшее по сравнению с двумя другими региональными флорами число чукотско-охотских видов во флоре ВЧАХ скорее всего определяется окраинным положением района по отношению к центрам формирования этих видов. То же самое можно сказать и о группах чукотско-американских и чукотско-американо-западноевразийских видов.

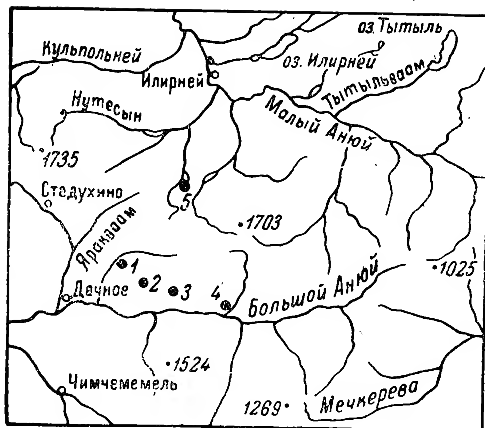
Установлено, что доля видов, распространенных в сибирской и американской Арктике, в Анюйском нагорье, с одной стороны, возрастает по мере приближения к районам, непосредственно примыкавшим к осушавшемуся шельфу, а с другой — по мере приближения к историческим центрам видообразования (последнее относится прежде всего к арктическим и метаарктическим горным видам). Что касается видов бореальной фракции, то неравномерность в их распределении можно объяснить в основном наличием или отсутствием каналов миграции. Например, более высокий процент бореальных видов во флоре ВЧАХ определяется распространившимися здесь по долинам крупных рек *Equisetum pratense*, *Potamogeton tenuifolius*, *Trisetum molle*, *Carex appendiculata*, *Salix bebbiana*, *Viola biflora*, *Dendrantema mongolicum* и другими видами, по разным причинам не проникшими к северу и востоку. Если учесть, что все эти таксоны

ТАБЛИЦА 2

Соотношение географических элементов в конкретных флорах района и во флоре района в целом

Долготные и широтные географические группы	КФ-1	КФ-2	КФ-3	КФ-4	КФ-5	Флора района в целом
Циркумполярная	101 / 37.6	111 / 36.4	107 / 36.4	117 / 38.2	112 / 42.4	148 / 38.2
Восточносибирско-западноамериканская	36 / 13.4	37 / 12.1	34 / 11.6	38 / 12.4	32 / 12.1	43 / 11.1
Восточносибирская	32 / 11.9	32 / 10.5	36 / 12.2	32 / 10.5	26 / 9.8	41 / 10.6
Евразийско-западноамериканская	13 / 4.8	23 / 7.5	20 / 6.8	21 / 6.9	19 / 7.2	25 / 6.5
Чукотско-западноамериканская	16 / 6.0	16 / 5.3	14 / 4.8	11 / 3.6	8 / 3.0	22 / 5.7
Чукотско-охотская	13 / 4.8	15 / 4.9	14 / 4.8	15 / 4.9	8 / 3.0	21 / 5.4
Сибирско-западноамериканская	13 / 4.8	17 / 5.6	16 / 5.4	18 / 5.9	12 / 4.6	19 / 4.9
Сибирско-американская	13 / 4.8	14 / 4.6	15 / 5.1	17 / 5.6	14 / 5.3	18 / 4.7
Сибирская	11 / 4.1	12 / 3.9	12 / 4.1	13 / 4.2	10 / 3.8	17 / 4.4
Восточносибирско-американская	11 / 4.1	13 / 4.3	10 / 3.4	11 / 3.6	12 / 4.6	14 / 3.6
Евразийская	5 / 1.9	8 / 2.6	9 / 3.1	6 / 1.9	6 / 2.3	12 / 3.1
Чукотскоамерикано-западноевразийская	3 / 1.1	4 / 1.3	4 / 1.4	4 / 1.3	3 / 1.1	4 / 1.0
Чукотско-американская	2 / 0.7	3 / 1.0	3 / 1.0	3 / 1.0	2 / 0.8	3 / 0.8
Всего	269 / 100.0	305 / 100.0	294 / 100.0	306 / 100.0	264 / 100.0	387 / 100.0
Арктическая	20 / 7.4	24 / 7.9	16 / 5.4	21 / 6.9	17 / 6.5	34 / 8.8
Метаарктическая	49 / 18.2	58 / 19.0	58 / 19.7	51 / 16.7	38 / 14.4	73 / 18.9
Арктоальпийская	61 / 22.7	70 / 22.9	64 / 21.8	66 / 21.6	62 / 23.5	77 / 19.9
Гипоарктическая	28 / 10.4	32 / 10.5	30 / 10.2	35 / 11.4	34 / 12.9	41 / 10.6
Гипоарктомонтанная	49 / 18.2	54 / 17.7	56 / 19.1	57 / 18.6	47 / 17.8	69 / 17.8
Арктобореальная	44 / 16.4	47 / 15.4	49 / 16.7	50 / 16.3	45 / 17.0	57 / 14.7
Бореальная	18 / 6.7	20 / 6.6	21 / 7.1	26 / 8.5	21 / 7.9	36 / 9.3
Всего	269 / 100.0	305 / 100.0	294 / 100.0	306 / 100.0	264 / 100.0	387 / 100.0
Доля конкретных флор во флоре района, %	69.5	78.8	76.0	79.1	68.2	100

Примечание. В числителе — число видов, в знаменателе — процент от общего числа видов.



Картосхема района работ.

Цифрами обозначены пункты, в которых обследованы конкретные флоры. *1* — руч. Лисий, *2* — руч. Спутник, *3* — р. Быстрянка, *4* — р. Рыбная, *5* — оз. Уткугытхын.

встречаются и севернее, и восточнее за пределами Анюйского нагорья, остается предположить, что их сплошному фронтальному распространению препятствовало именно отсутствие подходящих экотопов на этих территориях.

Среди изученных региональных флор Анюйского нагорья флора ВЧАХ выглядит заметно обедненной в отношении специфических видов и прежде всего за счет отсутствия ряда чукотских и чукотско-западноамериканских таксонов. Особенно показательна в этом отношении КФ оз. Уткугытхын, где доля чукотских и чукотско-западноамериканских видов почти вдвое меньше, чем в остальных КФ района. Объясняется это прежде всего отсутствием в окрестностях озера высоких гребней и вершин — с отметками более 1000 м над ур. м. Именно выше этих отметок могли сохраниться и распространиться на прилежащие территории такие виды, как *Silene acaulis*, *Trollius membranostylis*, *Papaver paucistaminum*, *Draba pilosa*, *D. pseudopilosa*, *Saxifraga eschscholtzii*, *Artemisia flava*, *Taraxacum sibiricum*. По сути дела позитивно флору ВЧАХ от двух других РФ отличают лишь несколько видов, среди которых наиболее примечательными следует считать: *Salix rotundifolia* — чрезвычайно редко встречающийся на Западной Чукотке таксон; *Ranunculus spitsbergensis* — своеобразный, нигде больше в Анюйском нагорье не отмеченный арктический вид; *Viola biflora* — ординарный гипоарктический вид, именно здесь и только однажды отмеченный на Западной Чукотке; *Artemisia flava* — эндемичный для Западной Чукотки вид, встречающийся в самых высоких частях нагорья. Следует отметить, что *Salix rotundifolia*, *Ranunculus spitsbergensis* и *Artemisia flava* выступают в качестве реликтовых видов, сохранившихся с прошлых эпох, характеризовавшихся, по-видимому, более прохладным и многоснежным климатом.

К негативным же отличиям флоры ВЧАХ следует отнести отсутствие таких тривиальных для Западной Чукотки таксонов, как *Agrostis anadyrensis*, *Roegneria kronokensis*, *Salix udensis*, *Dryas incisa*, *Eritrichium tschuktschorum*, *E. villosum*, *Galium densiflorum*, а также отсутствие обычных в соседних районах *Koeleria asiatica*, *Poa sibirica*, *Roegneria confusa*, *Carex marina*, *Stellaria monantha*, *Cerastium maximum*, *Oxygraphis glacialis*, *Ranunculus grayi*, *R. punctatus*, *Rhodiola atropurpurea*, *Saxifraga setigera*, *Astragalus tugarinovii*, *Pachypleurum alpinum*, *Taraxacum macroceras*, *T. soczavae*. Это можно объяснить рядом причин.

Основные различия в составе КФ района связаны главным образом с геоморфологическими и историческими факторами. Так, в окрестностях оз. Уткугытхын на северном макросклоне хребта, где во множестве сохранились следы оледенения, отсутствуют весьма обычные в районе *Deschampsia sukatschevii*, *Carex capitata*, *C. glacialis*, *Minuartia macrocarpa*, *Trollius membranostylis*, *Papaver microcarpum*, *Draba pilosa*, *D. pseudopilosa*, *Saxifraga eschscholtzii*, *Sanguisorba officinalis*, *Astragalus umbellatus*, *Androsace chamaejasme*, *Armeria maritima*, *Gentiana barbata*, *Castilleja rubra*, *Erigeron acris*, *Tanacetum boreale*, *Artemisia glomerata*, *A. flava*, *Taraxacum sibiricum* и др. Многие из этих видов, по-видимому, не могли сохраниться во время оледенения, а в настоящее время не успели или не в состоянии заселить эту территорию. С другой стороны, в окрестностях оз. Уткугытхын отмечены такие редкие в районе виды, как *Cryptogramma stelleri*, *Festuca hyperborea*, *Stellaria umbellata*, *Ranunculus gmelinii*, *R. hyperboreus*, *R. reptans*, *R. sulphureus*, *R. spitsbergensis*, *Taraxacum hyparcticum*.

Многие из перечисленных выше видов находят ныне свой экологический оптимум вблизи снежников и наледей, а в прошлом составляли перигляциальную свиту местной флоры. В то же время на южном макросклоне хребта обнаруживается серия редких в районе бореальных видов, возможно, продолжающих миграцию к северу. Такие таксоны, как *Lycopodium pungens*, *Carex appendiculata*, *Eriophorum brachyantherum*, *Minuartia verna*, *Viola biflora*, *Saussurea oxyodonta*, несомненно имеют условия для постепенного расселения в районе. Объем публикации не позволяет рассмотреть еще многие примеры неравномерного расселения видов и причины, его вызвавшие. Но в процессе рассмотрения причин, определяющих различия пяти КФ района и отличия флоры ВЧАХ от других региональных флор Анюйского нагорья, становится очевидной роль миграций, имевших место в связи с крупными климатическими переменами. Эти миграции происходили как в широтном, так и в долготном направлениях. Анализ флор соседних и близлежащих районов позволит в недалеком будущем более отчетливо представить характер этого процесса.

Таким образом, современная флора ВЧАХ представляется нам как комплекс, сформировавшийся на границе двух флористических областей (Арктической и Бореальной), где в процессе климатических флуктуаций и неоднократного смещения зональных рубежей периодически менялись таксономический спектр и экологическая структура региональной флоры. Такого рода перестройка в условиях горного рельефа сопровождалась исчезновением значительного числа горных и горно-долинных арктических видов и постепенным обеднением местной региональной флоры. В известной мере этот процесс затрагивал и бореальные элементы флоры, но поскольку основную часть бореальной фракции составляли и составляют ныне виды равнинные, их обратные миграции не встречали особенных препятствий. Бо́льшая часть гипоарктических и гипоарктомонтанных видов, вероятно, переживала климатические изменения без резких изменений численности даже в периоды максимального развития горно-долинного оледенения в районе. Сохранение значительного числа видов арктической фракции способствовала близость высоких горных массивов и гребней, постоянно остававшихся безлесными — по крайней мере в верхнем поясе. Определение ботанико-географических «координат» флоры ВЧАХ (и прежде всего ее широтного статуса) усложняется положением этого района в полосе контакта Арктической и Бореальной флористических областей. И флора района в целом, и отдельные составляющие ее КФ характеризуют растительное население территорий, каждая из которых является частью лесотундрового ландшафта. Вполне вероятно, что при рассмотрении флористической ситуации на уровне парциальных флор (Юрцев, 1982) эти территории могли быть расчленены на ряд поясов, в каждом из которых абсолютно преобладали бы арктическая, гипоарктическая или бореальная фракции флоры. И на этой основе представляется возможным провести реальные границы флористических областей в данном районе. Но подходя к региональной флоре ВЧАХ (равно как и к каждой из составляющих ее КФ) как к элементу исторически сложившегося природного комплекса, каковым является этот район, есть все основания причислить ее к разряду гипоарктических горных флор, оставляя пока открытым вопрос об отнесении территории ВЧАХ к одной из флористических областей. Что же касается установления долготной позиции флоры ВЧАХ, то, используя предложенные в свое время критерии для флористического районирования (Юрцев и др., 1978), мы могли бы отнести обсуждаемую нами территорию к континентально-чукотской подпровинции чукотской провинции Арктики. В пользу такого решения свидетельствуют частая встречаемость западночукотского эндема *Artemisia flava*, присутствие эндемичного для Анюйского нагорья вида *Roegneria nepliana*, а также наличие характерных для этой подпровинции *Poa sibirica*, *Carex pediformis*, *Allium strictum*, *Papaver hypsipetes*, *Astragalus kolymensis*, *Gentiana barbata*, *Castilleja rubra*, *Artemisia leucophylla*, *Saussurea schanginiana* и др. Правда, многие из последней группы видов обычны также и в горных районах анюйской провинции Бореальной области, но флористическая характеристика этой провинции известна лишь в общих чертах (Юрцев, 1974). Географические спектры всех пяти КФ и флоры ВЧАХ в целом дают основание сближать эти флоры именно с флорами тундровых районов Анюйского нагорья. Заметное

преобладание видов арктической фракции над видами бореальной фракции во флоре ВЧАХ (47.6 против 24.0 %) и скромная роль бореальных видов в растительном покрове района позволяют отнести эту региональную флору к ряду флор Арктической области и соответственно включить данный район в границы этой области. При более точном определении места территории изучаемой нами региональной флоры ее можно с полным основанием включить в Анюйский округ западно-чукотской подпровинции (Заславская, 1982), а саму РФ — к разряду южноанюйских флор чукотского типа.

ЛИТЕРАТУРА

Заславская Т. М. Флора тундровой части Анюйского нагорья (Западная Чукотка): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1982. 23 с. — *Заславская Т. М., Петровский В. В.* О флоре Люпвеемского горного массива (Анюйское нагорье). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 2, с. 162—174. — *Петровский В. В., Плиева Т. В.* К флоре колымо-анадырского водораздела. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 10, с. 1354—1365. — *Справочник* по климату СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1966—1968, вып. 33, ч. 1—5. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, № 4, с. 3—22. — *Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978, с. 9—104.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 II 1987.

SUMMARY

Species composition of vascular plant flora of the Eastern part of the Anyuysky mountain range in the region between the Bolshoy and Maly Anyuy rivers is given and discussed. The short biogeographical essay is presented. The features of regional flora comprising 387 species is analysed based on the comparison of 5 concrete floras.

УДК 582.734+595.782

М. В. Козлов

СОПРЯЖЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ВИДОВ РОДА *SORBUS (ROSACEAE)* И ТРОФИЧЕСКИ СВЯЗАННЫХ С НИМИ МОЛЕЙ-МАЛЮТОК (LEPIDOPTERA, NEPTICULIDAE)

M. V. KOZLOV. THE PARALLEL EVOLUTION OF SPECIES OF THE GENUS *SORBUS* (*ROSACEAE*) AND TROPHICALLY CONNECTED WITH THEM NEPTICULID MOTHS (LEPIDOPTERA, NEPTICULIDAE)

Изложены результаты применения энтомологического метода для таксономического анализа рода *Sorbus*.

Энтомологический метод — один из наименее известных методов систематики высших растений. По-видимому, он никогда не использовался в практических целях; его теоретическое обоснование, предложенное энтомологами (Hering, 1926; Buhr, 1937a; Povolný, 1956; Gregor et al., 1963), отличается неполнотой, в значительной степени устарело и неоднократно подвергалось критике. Вместе с тем очевидно, что именно биохимическое и структурное разнообразие покрытосеменных приводит к дифференциации экологических ниш насекомых, в первую очередь фитофагов (Tibor, 1985), и использование энтомологического метода при соблюдении известных ограничений по-прежнему представляется целесообразным.

Материал для настоящей работы собран в 1982—1986 гг. в Мурманской и Ленинградской областях, Карельской АССР и Грузинской ССР, а также в ботанических садах различных учреждений (табл. 1). Материалы из Армянской ССР любезно предоставлены Э. Ц. Габриэлян.

Теоретические основы энтомологического метода

Теоретической основой энтомологического метода в систематике высших растений является закономерность, известная в паразитологии как правило Фурмана: на родственных хозяевах обитают родственные паразиты. Это правило подтверждается множеством примеров (Асс, 1939; Рубцов, 1940; Догель, 1962). В ботанике его впервые применил Н. И. Вавилов (Vavilov, 1914), использовавший признак иммунности растений к определенным грибам для генетической дифференцировки различных форм и видов растений, трудноразличимых обычными способами; обзор современных взглядов на сопряженную эволюцию фитопатогенных грибов и растений-хозяев приводит М. М. Левитин (1986). Однако это правило отнюдь не универсально, оно применимо только к специализированным (специфичным) паразитам. Исходя из этого в качестве объектов исследования следует выбирать только виды насекомых, являющиеся специфическими паразитами растения, которым они питаются (кормовое растение). В противном случае мы повторим тривиальную методологическую ошибку многих авторов, критиковавших правило Фурмана в чистом виде и энтомологический метод в ботанике.

Разбору понятий «паразит» и «паразитизм» посвящена обширнейшая литература, обзор которой не входит в наши задачи. Отметим лишь, что вопрос о формах взаимоотношения насекомого и кормового растения является дискуссион-

ТАБЛИЦА 1

Переход молей-малюток Stigmella sorbi и St. nylandriella на интродуцированные виды рябин в ботанических садах

Подрод, секция и вид рода	Ботанический сад	Stigmella	
		sorbi	nylandriella
Subg. *Sorbus*			
Sect. *Sorbus*			
S. cashmiriana Hedl.	ГБС	0	++
S. tianschanica Rupr.	ПАБСИ	0	0
	БИН	0	0
	ГБС	0	0
S. discolor (Maxim.) Maxim.	ПАБСИ	++	0
	БИН	0	0
	ГБС	++	++
S. hupehensis Schneid.	ГБС	++	+
S. aucuparia L.	ПАБСИ	+++	0
	ГБС	++	0
S. gorodkovii Pojark.	ПАБСИ	+++	+++
S. sibirica Hedl.	БИН	0	+
	ЛТА	0	++
	ИЛИД	+++	+++
S. commixta Hedl.	ПАБСИ	+	0
	ЛТА	0	++
	ГБС	0	+
S. pohuaschanensis Hance (Hedl.)	БИН	0	0
S. sambucifolia Roem.	ПАБСИ	+	0
	БИН	0	+
	ГБС	0	++
S. gracilis (Siebold et Zucc.) C. Koch	БИН	0	0
	ЛТА	0	++
S. koehneana Schneid.	ПАБСИ	0	0
	ЛТА	0	0
	ГБС	0	0
S. vilmorinii Schneid.	ГБС	+	+
S. microphylla Wenzig	ГБС	0	0
S. reflexipetala Koehne	ГБС	0	0
S. americana Marshall	ПАБСИ	+	0
	БИН	0	0
	ГБС	+	0
S. sitchensis Roem.	ГБС	0	+
S. rufiferugiana Schneid.	БИН	0	0
S. matsumurana Koehne	БИН	0	0
	ГБС	0	++
S. decora Sargent.	БИН	0	0
S. amurensis Koehne	БИН	0	+
S. serotina Koehne	ЛТА	0	0
Sect. *Lobatae*			
S. tamamschjanae Gabr.	ГБС	0	0
S. takhtajanii Gabr.	ГБС	0	0
S. luristanica (Bornm.) Schönb.-Tem.	АрмБИ	0	0
S. kusnetzovii Zinserl.	АрмБИ	0	0
S. bristoliensis Wilmott	ЛТА	0	0
S. intermedia (Ehrh.) Pers.	ПАБСИ	0	0
	БИН	0	0
Sect. *Duales*			
S. turkestanica (Franch.) Hedl.	ГБС	0	0
Sect. *Aria*			
S. colchica Zinserl.	ГБС	++	+
S. subfusca (Ledeb.) Boiss.	БИН	0	0
	АрмБИ	0	0
S. albovi Zinserl.	БИН	0	0
S. bushiana Zinserl.	БИН	0	0
S. aria (L.) Grantz.	БИН	0	0
	ЛТА	0	0

Подрод, секция и вид рода	Ботанический сад	Stigmella sorbi	Stigmella nylandriella
S. graeca (Spach.) Hedl.	БИН	0	0
	АрмБИ	0	0
S. umbellata (Desf.) Fritsch	ГБС	0	0
S. hajastana Gabr.	ГБС	0	0
	АрмБИ	0	0
S. sudetica (Tausch.) Fritsch	ГБС	0	0
S. anglica Hedl.	ГБС	0	0
S. arranensis Hedl.	ПАБСИ	++	0
S. thuringiaca (Franch) Hedl.	ПАБСИ	0	0
Subg. *Torminaria*			
S. torminalis (L.) Grantz	БИН	0	0
Subg. *Cormus*			
S. domestica L.	ГБС	0	+++
Subg. *Chamaemespilus*			
S. chamaemespilus (L.) Grantz	ЛТА	0	0
	ГБС	0	++

Примечание. 0 — мины не обнаружены; «+» — единственная находка; «++» — редок; «+++» — обычен. Ботанические сады: АрмБИ — дендрарий Ботанического института АН Армянской ССР, Ереван; БИН — опытный участок Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Отрадное Ленинградской обл.; ГБС — дендрарий Главного ботанического сада АН СССР, Москва; ИЛИД — дендрарий Института леса и древесины СО АН СССР, Красноярск; ЛТА — парк Лесотехнической академии, Ленинград; ПАБСИ — интродукционный питомник Полярно-альпийского ботанического сада-института, Кировск Мурманской обл.

ным, и точки зрения различных исследователей часто диаметрально противоположны: от признания паразитизмом любого акта питания фитофага живым растением до полного отрицания применимости понятия «паразитизм» к подобным явлениям. В. А. Догель (1962 : 8) считал паразитами «такие организмы, которые используют другие живые организмы в качестве среды обитания и источника пищи, возлагая при этом (частично или полностью) на своих хозяев задачу регуляции своих взаимоотношений с окружающей внешней средой». Принимая это определение, мы считаем, что фитофаги-эндобионты (бурильщики, минеры, галлообразователи) являются истинными паразитами своего кормового растения. Практически полностью удовлетворяют этому определению и малоподвижные открытоживущие насекомые, например тли, червецы и щитовки.

Понятие специфичности паразита также является предметом острых дискуссий (Догель, 1962; Слепян, 1973). В настоящей работе мы рассматриваем только гостальную специфичность видов насекомых к видам кормовых растений, обозначаемую традиционно как «пищевая специализация». Наиболее тесно связаны с растениями-хозяевами монофаги и узкие олигофаги. Под монофагами мы понимаем виды, питающиеся в естественных условиях растениями одного вида; узкие олигофаги, как правило, связаны с видами растений одного рода и лишь в редких случаях — двух близких родов. Насекомые, питающиеся растениями двух отдаленных в систематическом отношении или более чем двух родов одного семейства, считаются широкими олигофагами. Особо подчеркнем, что определение пищевой специализации может проводиться только в естественных условиях, поскольку в эксперименте, как правило, удается расширить круг поедаемых фитофагом растений за счет видов, недоступных ему в естественных условиях или избегаемых при наличии выбора.

Исходя из сформулированных требований в качестве основного объекта изучения были выбраны моли-малютки (Insecta: Lepidoptera, Nepticulidae). Гусеницы этих бабочек минируют листовые пластинки, реже — черешки листьев

и прилистники двудольных; они трофически связаны с растениями более чем 45 семейств мировой флоры. Большинство видов — узкие олигофаги. Моли-малютки — древняя группа, известная с верхнего мела. Палеонтологические данные подтверждают высокую устойчивость как гостальной специфичности видов этого семейства, так и особенностей поведения гусениц, проявляющиеся в определенной форме мины (Opler, 1973). На тесную эволюционную связь двудольных растений и молей-малюток указывает тот факт, что выделяемые в пределах крупных их родов группы видов отличаются общностью не только морфологических, но и экологических признаков, в первую очередь близким родством кормовых растений.

В качестве дополнительного материала привлечены данные по тлям (Insecta: Homoptera, Aphidiidae), также характеризующимся высокой гостальной специфичностью. Упоминаемые в тексте моли-пестрянки (Lepidoptera, Gracillariidae), как правило, — широкие олигофаги, специализированные на розоцветных; лишь один сомнительный вид (Lithocolletis gregori Povolný), возможно, монофаг.

Специфические паразиты видов рода *Sorbus* в природных условиях

Род *Sorbus* L. — сложная в таксономическом отношении группа, насчитывающая в Северном полушарии свыше 100 видов. Относительно высокая изученность биохимических особенностей листьев розоцветных в целом и рябин в частности (Challice, 1973, 1974; Challice, Kovanda, 1978) создает основу для анализа взаимоотношений минеров с кормовыми растениями. Система и объем рода приняты по Э. Ц. Габриэлян (1978) с незначительными изменениями.

Род *Sorbus*. Подрод *Torminaria*. Содержит единственный вид — *S. torminalis*, который занимает весьма обособленное положение не только в роде *Sorbus*, но и в подсем. *Maloideae* в целом, отличаясь как морфоанатомическими (Габриэлян, Гамбарян, 1972), так и биохимическими (Challice, Kovanda, 1978) особенностями. Фауна специфических паразитов *S. torminalis* включает как минимум 5 видов монофагов: моли-малютки Stigmella torminalis (Wood) и St.[1] hahniella (Wörz) (Schoorl et al., 1985), тли Dysaphis aucupariae Buck. и D. plantaginis Pašek (Шапошников, 1963) и моль-пестрянка Lithocolletis gregori, которая, однако, весьма близка к L. sorbi (Frey) — олигофагу розоцветных и, возможно, является лишь формой (кормовой расой?) последнего (Кузнецов, 1981). Указания на обнаружение мин St. torminalis на *S. aria* и *S. aucuparia* (Wörz, 1937; Emmet, 1976), по-видимому, основаны на ошибочных определениях (Schoorl et al., 1985). Предполагается, что монофагом на *S. torminalis* может оказаться моль-малютка Ectoedemia bradfordi Emmet, которой приписываются неопознанные мины на листьях этого вида (Emmet, 1976).

Подрод *Chamaemespilus*. Единственный вид *S. chamaemespilus* биохимически близок к *S. torminalis* (Challice, Kovanda, 1978). Энтомофауна этого горноевропейского вида практически не изучена; специфические паразиты для него неизвестны.

Подрод *Sorbus*. Мы расширяем объем подрода, включая в него виды секций *Sorbus*, *Lobatae*, *Aria* и *Duales*; обоснование этого решения изложено ниже.

Секция *Sorbus*. В природных условиях изучалась энтомофауна только 3 близких видов: *S. aucuparia*, *S. sibirica* и *S. gorodkovii*. На них отмечено 3 специфических вида молей-малюток: St. sorbi (Stt.), St. nylandriella (Tengstr.) и St. magdalenae (Klim.). Все они — узкие олигофаги, однако лишь St. nylandriella в природных условиях связан только с видами этой секции (Schoorl et al., 1985). Из специализированных паразитов укажем также 2 вида тлей: Sorbaphis chaetosiphon Schap. на *S. sibirica* и Dysaphis sorbi Kalt. на различных видах этой секции и на *S. domestica* (Шапошников, 1963).

Секция *Lobatae*. Отмечено питание гусениц St. magdalenae растениями *S. intermedia* (Schoorl et al., 1985). На видах этой секции и секции *Duales* встречается общий паразит — тля Dysaphis pavlovskyana Narz. (Шапошников, 1963).

Секция *Duales*. Энтомофауна не изучена; на *S. turkestanica* отмечена тля Dysaphis pavlovskyana (Шапошников, 1963).

[1] Далее во избежание путаницы род Stigmella сокращается до St. (в отличие от *S.* — *Sorbus*).

Секция *Aria*. Из молей-малюток с *S. aria* трофически связаны гусеницы St. mespelicola (Frey), однако обычно этот вид питается иргой и кизильником. С *S. aria* связаны также 2 вида-монофага из тлей: Dysaphis ariae CB. и Aphis setacea H. R. L. Кроме того, отмечено питание тлей Dysaphis spsp. растениями *S. umbellata* и другими центральноазиатскими видами этой секции (Шапошников, 1963; Stroyan, 1985).

Подрод *Cormus*. Единственный вид *S. domestica* практически не имеет специализированных паразитов, за исключением тли Dysaphis sorbi Kalt.

Подрод *Micromeles*. Известен только 1 специализированный минер — St. micromelis Pupl. на *S. alnifolia* (Пуплясис, 1985).

Отметим, что центр видового разнообразия рябин находится в Юго-Восточной Азии — в одном из наименее изученных энтомологами регионов. Можно ожидать, что со временем список видов, трофически связанных с различными видами рябин, значительно пополнится за счет восточноазиатских эндемиков.

Освоение молями-малютками интродуцированных видов рода *Sorbus*

Изучение специфических паразитов в ботанических садах позволяет оценить пригодность различных видов растений из других географических регионов для развития местных видов фитофагов в условиях, максимально приближенных к природным. Применявшаяся ранее для той же цели пересадка гусеницы-минера с одного растения на другое (Buhr, 1940) методически некорректна: гусеница-минер в естественных условиях лишена необходимости оценивать кормовое растение, поскольку его выбор определяется самкой при откладке яиц. В ботанических садах, где на небольшой площади сосредоточены как местные, так и интродуцированные виды и у самки фитофага имеется возможность выбора, наличие гусениц одного специализированного вида на нескольких видах растений позволяет сделать вывод об их сходстве по комплексу признаков, определяющих поведение самок при выборе кормового растения. К сожалению, энтомофауна интродуцированных видов растений в ботанических садах изучена крайне недостаточно; при этом сведения о видах, повреждающих рябины, практически отсутствуют. Зарегистрировано питание гусениц St. nylandriella растениями *S. domestica* (Buhr, 1937b) и *S. sambucifolia* (Buhr, 1940). Обследование рябин в дендрариях ряда ботанических садов (табл. 1) показало, что многие виды рябин могут повреждаться молями-малютками.

На *S. torminalis* (подрод *Torminaria*) и на видах секции *Lobatae* (подрод *Sorbus*) моли-малютки St. sorbi, St. nylandriella, St. magdalenae не отмечены. Причины этого, очевидно, различны для представителей разных подродов: *S. torminalis* — биохимически наиболее обособленный вид рода *Sorbus*, а виды секций *Lobatae* и *Duales* имеют листья с войлочным опушением нижней поверхности. Густое опушение, очевидно, не позволяет самкам молей-малюток откладывать яйца на лист. Отметим, что зависимость повреждаемости листьев и стеблей различных растений от густоты их опушения отмечалась ранее для мелких сосущих насекомых — цикадок и тлей (Пайнтер, 1953).

S. chamaemespilus (подрод *Chamaemespilus*) в ботанических садах практически не повреждается насекомыми. Только в дендрарии ГБС удалось обнаружить 3 мины St. nylandriella, которые были примерно в 1.5 раза длиннее, чем мины этого вида на *S. aucuparia* (64—67 мм по сравнению с 32—48 мм). Изменение длины мины, вероятно, связано с тем, что листья *S. chamaemespilus* в 1.5 раза тоньше, чем листья *S. aucuparia* (Diapulis, 1934). Зависимость длины змеевидной мины от толщины листьев кормового растения отмечалась и для других видов молей-малюток (Герасимов, 1952). Возможно, что избегание *S. chamaemespilus* специализированными минерами связано с биохимическими особенностями листьев, по которым этот вид сближается с *S. torminalis* (Challice, Kovanda, 1978).

В пределах подрода *Sorbus* также далеко не все виды повреждаются молями-малютками. На 8 из 22 обследованных видов секции *Sorbus* мины St. sorbi и St. nylandriella не отмечались. При этом 2 вида (*S. tianschanica* Rupr. и *S. koehneana* Schneid.), обследованные в 3 ботанических садах каждый, могут с высокой вероятностью считаться неповреждаемыми указанными видами молей-малюток.

Причины избегания этих рябин специализированными минерами неясны; однако отметим, что *S. tianschanica* занимает обособленное положение в системе рода (Габриэлян, Гамбарян, 1972). По химизму листьев (точнее, по содержанию в них флавонов и катехинов) *S. tianschanica* хотя и не идентична другим видам секции, но близка к *S. aucuparia* и *S. vilmorinii* Schneid. (Challice, 1973), которые повреждаются молями-малютками. В то же время *S. koehneana* резко отличается от других видов секции полным отсутствием в листьях фенолов (Challice, 1973).

Промежуточное положение занимают виды секции *Aria*. Из 12 обследованных видов мины молей-малюток были найдены лишь на листьях *S. colchica* и *S. arranensis* с шерстистым опушением нижней поверхности листьев; у подавляющего большинства других видов опушение листьев снизу густовойлочное. Химизм листьев у видов этой секции весьма разнообразен (Challice, Kovanda, 1978); данные по биохимии двух повреждаемых видов отсутствуют.

S. domestica (подрод *Cormus*) в дендрарии ГБС сильно повреждается гусеницами St. nylandriella. Виды подрода *Micromeles* в ботанических садах не изучались.

Таким образом, в ботанических садах отмечено питание гусениц молей-малюток St. sorbi и St. nylandriella на 15 видах рябин, в естественных условиях никогда не указывавшихся в качестве кормовых растений этих видов.

Структура и филогенетические связи рода *Sorbus* в связи с анализом комплексов специализированных фитофагов

В настоящее время существует несколько различных точек зрения на объем и структуру рода *Sorbus*. Объем рода изменяется в первую очередь в зависимости от трактовки *Micromeles*, рассматриваемого либо как самостоятельный род (Decaisne, 1874; Воробьев, 1968; Challice, Kovanda, 1978), либо как подрод (Rehder, 1940) или секция (Габриэлян, Гамбарян, 1972; Габриэлян, 1978) рода *Sorbus*. Внутри рода выделяется 5—8 групп видов, которым придается равный таксономический статус — либо подрода (Kovanda, 1961; Challice, Kovanda, 1978), либо секции (Fritsch, 1898, 1899; Габриэлян, 1978). Не вполне ясны взаимоотношения этого рода с другими группами подсем. *Maloideae*: некоторые авторы рассматривают рябины как подрод рода *Pyrus* (Lindley, 1822; Robertson, 1974), а в случае признания самостоятельности рода *Sorbus* сближают его с самыми различными родами яблоневых. Не претендуя на подробный анализ этого вопроса, мы считаем возможным привести некоторые новые факты, которые, очевидно, могут способствовать его решению.

С родом *Sorbus* трофически связаны 3 группы видов рода Stigmella (табл. 2). При этом группы видов hybnerella и oxyacanthella чрезвычайно близки между собой, а группа sorbi заметно удалена от двух первых. Практически все рассматриваемые виды относятся к монофагам (4) и узким олигофагам (13 видов), лишь St. oxyacanthella питается на представителях 10 родов розоцветных (Emmet, 1976; Wilkinson, Scoble, 1978; Schoorl et al., 1985). Распределение этих видов молей-малюток по секциям рода *Sorbus* и по другим родам *Maloideae* показано на рисунке. Заметим, что 2 вида молей-малюток из указанных групп связаны с родом *Prunus*, относящимся к другому подсемейству (*Prunoideae*).

Восемь рассматриваемых родов подсем. *Maloideae* по составу комплексов специализированных минеров подразделяются на 3 группы: к первой относится единственный род *Aronia*, ко второй — *Sorbus*, *Cotoneaster* и *Amelanchier*, к третьей — *Crataegus*, *Mespilus*, *Malus* и *Pyrus*. Вероятно, дивергенция молей-малюток следовала за дивергенцией кормовых растений, и пищевая специализация явилась одним из главных факторов в возникновении видового разнообразия в группе oxyacanthella. При этом номинативный вид (St. oxyacanthella), связанный со всеми рассматриваемыми родами (исключая *Aronia*), очевидно, наиболее близок по пищевой специализации к предковому виду этой группы. Можно предположить, что дивергенция группы sorbi происходила раньше, чем группы oxyacanthella, поскольку 2 вида группы sorbi связаны с различными подсемействами розоцветных; дивергенция группы hybnerella шла параллельно с группой oxyacanthella.

На видах рода *Aronia* моли-малютки никогда не отмечались. Широко распространенная в СССР культурная форма черноплодной рябины недавно описана как

ТАБЛИЦА 2

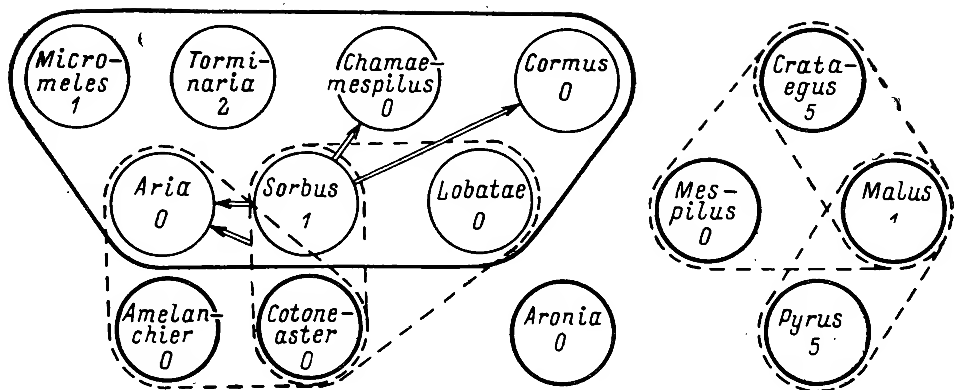
Состав и трофические связи 3 групп видов молей-малюток рода Stigmella, представители которых трофически связаны с рябинами

Группы видов и виды	Кормовые растения
oxyacanthella	
regiella (H.-S.)	*Crataegus*, *Mespilus*, *Malus*
pomivorella (Packard)	*Crataegus*, *Malus*
crataegella (Klim.)	*Crataegus*
crataegivora Pupl.	»
crataegifoliella (Clem.)	»
scintillans (Braun)	»
pyri (Glitz)	*Pyrus*
nostrata Pupl.	»
chalybeia (Braun)	»
minusculella (H.-S.)	»
desperatella (Frey)	*Pyrus*, *Malus*
scinanella Wilk. et Scob.	*Malus*
oxyacanthella (Stt.)	*Amelanchier*, *Cotoneaster*, *Cydonia*, *Crataegus*, *Malus*, *Mespilus*, *Pyrus*, *Sorbus*
magdalenae (Klim.)	*Sorbus*, *Cotoneaster*
nylandriella (Tengstr.)	*Sorbus*
micromelis Pupl.	*Sorbus* (*Micromeles*)
torminalis (Wood)	*Sorbus* (*Torminaria*)
hahniella (Wörz)	То же
hybnerella	
hybnerella (Hbn.)	*Crataegus*
mespelicola (Frey)	*Amelanchier*, *Cotoneaster*, *Sorbus*
sorbi	
sorbi (Stt.)	*Sorbus*, *Cotoneaster*
plagicolella (Stt.)	*Prunus*

особый вид. Предполагается (Скворцов и др., 1983), что этот вид значительно отличается от дикорастущих североамериканских видов рода *Aronia* по структуре генома. Возможно, именно этим и объясняются чрезвычайно сильные биохимические отличия культурной черноплодной рябины от рода *Sorbus* и других розоцветных (Nürnberger, 1964). В любом случае энтомологический критерий подтверждает родовую самостоятельность *Aronia*. Дополнительные данные о таксономической дистанции между черноплодными рябинами и другими родами подсем. *Maloideae* могут быть получены после изучения комплекса специализированных фитофагов дикорастущих североамериканских видов рода *Aronia*.

В пределах рода *Sorbus* виды секций *Aria*, *Sorbus* и *Lobatae* наиболее близки между собой: у видов секций *Sorbus* и *Lobatae* имеется общий узкий олигофаг — St. magdalenae, а St. sorbi и St. nylandriella переходят с видов секции *Sorbus* на виды секции *Aria*. К этой же группе, очевидно, следует относить и секцию *Duales*, недавно выделенную из *Lobatae* (Заиконникова, 1986); эти 2 секции имеют 1 общий специализированный вид тлей (Шапошников, 1963). Виды указанных 4 секций близки биохимически (Challice, 1973; Challice, Kovanda, 1978), а виды секций *Lobatae* и *Duales* имеют гибридное происхождение, причем в качестве родительских пар для них чаще всего указывают виды секций *Aria* и *Sorbus* либо *Aria* и *Torminaria* (Заиконникова, 1986). Таким образом, таксономические дистанции между секциями *Aria*, *Sorbus*, *Lobatae* и *Duales* по целому комплексу признаков значительно меньше, чем между ними и другими внутриродовыми группами рябин. Это, на наш взгляд, позволяет объединить 4 указанные секции в подрод *Sorbus*. Тогда род *Sorbus* будет состоять из 5 подродов: *Sorbus*, *Torminaria*, *Chamaemespilus*, *Cormus* и *Micromeles*. Подрод *Sorbus* включает секции *Sorbus*, *Aria*, *Duales* и *Lobatae* с последующим разделением на подсекции, согласно системе Габриэлян (1978).

В ряде случаев энтомологический критерий может использоваться и на более низком таксономическом уровне. Так, неповреждаемость *S. tianschanica* молями-малютками подтверждает обособленность этого вида и обоснованность выделения подсекции *Tianschanicae*. С другой стороны, неповреждаемость рябин



Трофические связи молей-малюток секций oxyacanthella, hybnerella и sorbi рода Stigmella.

Цифра под названием рода обозначает число видов молей-малюток, питающихся только растениями данного рода. Границы родов — *толстая линия*, границы подродов и секций рода *Sorbus* — *тонкая линия*. *Пунктирной линией* обведены группы родов растений, имеющих общие виды специализированных минеров; *стрелками* показан переход специализированных видов на другие кормовые растения в ботанических садах.

S. koehneana и, по-видимому, *S. microphylla* позволяет поставить под сомнение целесообразность объединения их в одной секции *Rehderianae* с видом *S. vilmorinii*, на котором в дендрарии ГБС отмечены мины St. sorbi и St. nylandriella.

В одну группу с родом *Sorbus* попадают *Cotoneaster* (3 общих с *Sorbus* вида молей-малюток) и *Amelanchier* (1 общий вид). В данном случае связь между родами *Sorbus* и *Cotoneaster* с применением энтомологического критерия прослеживается даже более четко, чем связь между различными подродами рода *Sorbus*. Отметим, что 3 вида молей-малюток, общих для *Sorbus* п *Cotoneaster*, относятся к 3 разным группам видов рода Stigmella, эволюционировавшим независимо, что придает этому факту особую ценность. Сходство родов *Sorbus*, *Cotoneaster* и *Amelanchier* прослеживается и по хемотаксономическим признакам (Challice, 1973; Challice, Westwood, 1973). Известен также естественный плодовитый гибрид×*Sorbocotoneaster* — единственный межродовой гибрид с участием кизильника (Пояркова, 1953). Несмотря на это, рябины обычно сближают с родами *Pyrus*, *Malus* и *Crataegus*, которые имеют совершенно особую фауну специализированных минеров (рисунок). В работах большинства авторов *Sorbus* и *Cotoneaster* либо относятся к разным трибам (Koehne, 1890), либо далеко отстоят друг от друга (Lindley, 1822; Sterling, 1965a, b; Ротару, 1972). Анализ комплексов молей-малюток свидетельствует о нецелесообразности сближения рябин с группой родов, включающей *Crataegus*, *Mespilus*, *Malus* и *Pyrus*, и указывает на близость родов *Sorbus* и *Cotoneaster*. Мы затрудняемся в настоящее время оценить значимость связи между *Amelanchier*, *Sorbus* и *Cotoneaster*, поскольку общий для них вид St. mespelicola ранее неоднократно смешивался с другими видами (Huemer, 1985) и данные о его трофических связях нуждаются в проверке.

Анализ изложенного материала позволяет сделать вывод о сопряженной эволюции рябин и трофически связанных с ними молей-малюток. В каждой из 3 рассмотренных групп видов молей-малюток основным путем видообразования можно считать специализацию на видах определенного рода (подрода, группы родов) подсем. *Maloideae*, что дает возможность проводить сопоставление таксономических дистанций между видами (группами видов) специализированных минеров и родами (подродами, группами родов) кормовых растений с целью взаимного уточнения их филогенетических систем. Таким образом, в общем случае анализ комплексов специализированных фитофагов (энтомологический метод) с учетом соответствующих ограничений может использоваться в систематике растений для выявления родственных связей между таксонами различного ранга.

Пользуясь случаем, выражаем глубокую благодарность Б. Р. Васильеву, Э. Ц. Габриэлян и Т. И. Заиконниковой за предоставление материала и ценные консультации, а также И. В. Соколовой — за постоянное внимание к работе, большую помощь и конструктивную критику.

ЛИТЕРАТУРА

Асс М. Я. Правило Фурмана (филогенетические отношения паразитов и хозяев). — Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., 1939, т. 67, вып. 4, с. 8—54. — *Воробьев Д. П.* Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 277 с. — *Габриэлян Э. Ц.* Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1978. 264 с. — *Габриэлян Э. Ц., Гамбарян П. П.* Применение математического метода в систематике рода *Sorbus* L. — Биол. журн. Армении, 1972, т. 25, № 9, с. 23—31. — *Герасимов А. М.* Гусеницы. Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. 1, вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 338 с. — *Догель В. А.* Общая паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 464 с. — *Заиконникова Т. И.* Новые таксоны рода *Sorbus* (*Rosaceae*) для флоры СССР. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 6, с. 813—815. — *Кузнецов В. И.* Сем. Gracillariidae — моли-пестрянки. — В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 4. Чешуекрылые. Ч. 2. Л.: Наука, 1981, с. 149—311. — *Левитин М. М.* Генетические основы изменчивости фитопатогенных грибов. Л.: Агропромиздат, 1986. 208 с. — *Пайнтер Р.* Устойчивость растений к насекомым. М.: Изд-во иностр. лит., 1953. 442 с. — *Пояркова А. И.* ×*Sorbocotoneaster* Pojark. — новый естественный межродовой гибрид. — В кн.: Бот. мат. Гербария БИНа АН СССР. Т. 15. Л.: Наука, 1953, с. 92—108. — *Пуплясис Р. К.* Новые виды молей-малюток (Lepidoptera, Nepticulidae) с юга Дальнего Востока и Таджикистана. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1985, т. 134, с. 59—72. — *Ротару Г. И.* Сравнительная анатомия околоплодника подсемейства яблоневых. Кишинев: Штиинца, 1972. 138 с. — *Рубцов И. А.* Филогенетический параллелизм паразитов и хозяев и его значение в систематике и биогеографии. — Успехи совр. биол., 1940, т. 13, вып. 3, с. 430—456. — *Скворцов А. К., Майтулина Ю. К., Горбунов Ю. Н.* О месте, времени и возможном механизме возникновения культурной черноплодной аронии. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1983, т. 88, вып. 3, с. 88—95. — *Слепян Э. И.* Патологические новообразования и их возбудители у растений. Галлогенез и паразитарный тератогенез. Л.: Наука, 1973. 512 с. — *Шапошников Г. Х.* Тли (Aphidinea), повреждающие рябину. — Энтомол. обозр., 1963, т. 42, вып. 2, с. 390—398. — *Buhr H.* Parasitenbefall und Pflanzenverwandschaft. — Bot. Jahrb., 1937a, Bd 68, Hf 2/3, S. 142—198. — *Buhr H.* Mecklenburgische Minen. III. Lepidopteren-Minen (T. 3). — Stettiner Entomol. Z., 1937b, Jg 98, Hf 1, S. 109—124. — *Buhr H.* Über Verbreitung und ausländische Nahrungspflanzen von Neptikeln. — Z. Wien. Entomologen-Vereins, 1940, Jg 25, N 10, S. 193—196; N 11, S. 209—211; N 12, S. 226—235. — *Challice J. S.* Phenolic compounds of the subfamily *Pomoideae*: a chemotaxonomic survey. — Phytochemistry, 1973, vol. 12, N 5, p. 1095—1101. — *Challice J. S.* *Rosaceae* chemotaxonomy and the origins of the *Pomoideae*. — Bot. J. Lin. Soc., 1974, vol. 69, N 4, p. 239—259. — *Challice J., Kovanda M.* Flavonoids as markers of taxonomic relationships in the genus *Sorbus* in Europe. — Preslia, 1978, vol. 50, N 4, p. 305—320. — *Challice J. S., Westwood M. N.* Numerical taxonomic studies of the genus *Pyrus* using both chemical and botanical characters. — Bot. J. Lin. Soc., 1973, vol. 67, N 2, p. 121—148. — *Decaisne M. J.* Mémoire sur la famille des Pomacées. — Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat., 1874, t. 10, p. 113—192. — *Diapulis Ch.* Beiträge zur Kenntnis der orientalischen Pomaceen (*Pirus*, *Sorbus*, *Crataegus*). — Repert. sci. nov. regni vegetabilis, 1933, fasc. 34, p. 29—72. — *Emmet A. M.* Nepticulidae. — In: The moths and butterflies of Great Britain and Ireland. Vol. 1. London, 1976, p. 171—267. — *Fritsch K.* Zur Systematik der Gattung *Sorbus*. — Öster. Bot. Z., Wien, 1898, Bd 48, S. 1—4, 47—49, 167—171; 1899, Bd 49, S. 381—385, 426—429. — *Gregor F., Povolný D., Řezáč M.* Systematic oligophagy of the Central-European species of the genus Lithocolletis Hbn. (Lep.) on *Prunoideae*. — Časop. Českoslov. spol. entomol., 1963, t. 60, N 1/2, p. 81—93. — *Hering M.* Die Oligophagie der blattminierenden Insecten und ihrer Bedeutung für die Klärung phyto-phyletischer Probleme. (Unter Berücksichtigung der modernen Ergebnisse der botanisch-serodiagnostischen Forschung). — In: Verhandl. III Intern. Entomol.-Kongr. Zürich, 19—25 Juli 1925. Bd 1, 2. Weimar, 1926, S. 216—230. — *Huemer P.* Bemerkungen zur Faunistik, Biologie und Ökologie einiger an *Rosaceae* minierender Nepticulidae (Lepidoptera) in Vorarlberg (Austria occ.). — Nota Lepid., 1985, vol. 8, N 2, p. 131—144. — *Koehne E.* Die Gattungen der Pomaceen. Berlin, 1890. 34 S. Wissenschaftliche Beilage zum Programm des Volk-Realgymnasiums zu Berlin. Programm N 95. Ostern. 1890. 34 S. — *Kovanda M.* Flower and fruit morphology of *Sorbus* in correlation to taxonomy of the genus. — Preslia, 1961, vol. 33, N 1, p. 1—16. — *Lindley J.* Observations on the natural group of plants called *Pomaceae*. — Trans. Lin. Soc. Lond., 1822, vol. 13, p. 88—106. — *Nürnberger H.* Zur Verbreitung der Flavonole in der Blättern und Früchten der Gattung *Sorbus*. — Flora, 1964, Bd 155, Hf 4, S. 598—602. — *Opler P.* Fossil lepidopterous leaf-mines demonstrate the age of some insect — plant relationships. — Science, 1973, vol. 179, N 4080, p. 1321—1323. — *Povolný D.* Stenofágie a systematická oligofágie minujiciho hmyzu a jeji vztah k některým otázkám vzniku druhu. — Sborn. vysoké školy zemědělské a lesnické fakulty v Brně. Řada A, 1956, N 4, p. 291—302. — *Rehder A.* Manual of the cultivated trees and shrubs. 2nd ed. New York, 1940. 996 p. — *Robertson K. R.* The genera of *Rosaceae* in the Southeastern United States. — J. Arnold Arbor., 1974, vol. 55, N 4, p. 611—662. — *Schoorl J. W., Nieukerken E. J., Wilkinson Ch.* The Stigmella oxyacanthella species-group in Europe (Nepticulidae, Lepidoptera). — Syst. Entomol., 1985, vol. 10, N 1, p. 65—103. — *Sterling C.* Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. IV. *Pomoideae*: *Chamaemeles*, *Cotoneaster*, *Dichotomanthes*, *Pyracantha*. — Am. J. Bot., 1965a, vol. 52, N 1, p. 47—54. — *Sterling C.* Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. V. *Pomoideae*: *Amelanchier*, *Aronia*, *Malacomeles*, *Malus*, *Peraphyllum*, *Pyrus*, *Sorbus*. — Am. J. Bot., 1965b, vol. 52, N 4, p. 418—426. — *Stroyan H. L. G.* Recent developments in the taxonomic study of the genus Dysaphis Börner. — In: Evolution and biosystematics of aphids. Wrocław, 1985, p. 347—391. — *Tibor J.* Evolution of insect/host plant relationships. — Amer. Natur., 1985, vol. 124, N 5, p. 609—630. — *Vavilov N. I.* Immunity to fungous diseases as a physiologi-

cal test in genetics and systematics, exemplified in cereals. — J. Genetics, 1914, vol. 4, N 1, p. 49—65. — *Wilkinson Ch.*, *Scoble M. J.* The Nepticulidae (Lepidoptera) of Canada. — Mem. Entomol. Soc. Canada, 1978, N 107, p. 1—129. — *Wörz A.* Nepticula hahniella spec. nov. m. — Entomol. Rundschau, 1937, Bd 54, S. 290—292.

Всесоюзный институт защиты растений,
Ленинград—Пушкин.

Получено 25 XII 1986.

SUMMARY

The theoretical basis of entomological method and the possibility of its use in systematics of flowering plants are described. The taxonomical structure of the genus *Sorbus* and modes of speciation of mining nepticulid moths are discussed on the base of the analysis of the complexes of highly specific phytophagous insects, nepticulid moths and some aphids, trophically connected with the *Sorbus* species, both in natural populations and in botanical gardens. The isolated position of *S. tianschanica* in the section *Sorbus* is supported. The reciprocal affinity of sections *Sorbus*, *Aria*, *Lobatae* and *Duales* is demonstrated: these sections are suggested to regard as subgenus *Sorbus*. The other subgenera such as *Torminaria*, *Chamaemespilus*, *Micromeles* and *Cormus* have their specific fauna of mining moths and aphids. The analysis of nepticulid moth complexes, trophically connected with various genera of the *Rosaceae*, demonstrated the great difference between *Sorbus* on the one hand and *Pyrus*, *Malus* and *Crataegus* on the other hand and indicated the affinity of *Sorbus* to *Cotoneaster* and probably *Amelanchier*.

УДК 581.821 : 581.48 : 582.677.1

Н. И. Габараева

УЛЬТРАСТРУКТУРА И РАЗВИТИЕ ОБОЛОЧКИ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА *MANGLIETIA TENUIPES* (*MAGNOLIACEAE*): ПОСТРОЕНИЕ ИНТИНЫ В СВЯЗИ С ДЕЯТЕЛЬНОСТЬЮ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ОРГАНЕЛЛ

N. I. GABARAYEVA. ULTRASTRUCTURE AND DEVELOPMENT OF POLLEN GRAIN WALL IN *MANGLIETIA TENUIPES* (*MAGNOLIACEAE*): THE FORMATION OF INTINE IN CONNECTION WITH THE ACTIVITY OF CYTOPLASMIC ORGANELLES

Исследовано развитие интины вслед за развитием примэкзины и эндэкзины (Габараева, 1987а, б). Все три последовательно развивающихся слоя интины имеют разную структуру, образуются с помощью различных органелл и, очевидно, различаются по химическому составу. Интина I — гранулярная, состоит из довольно крупных сферических гранул, которые синтезируются в цистернах Гольджи и секретируются в его пузырьках путем экзоцитоза. Интина II — аморфно-фибриллярная, синтезируется и секретируется цистернами эндоплазматического ретикулума. Интина III — фибриллярная, формируется с помощью особой генерации диктиосом. Подытоживаются основные изменения органелл микроспор в ходе всего развития спородермы; выявляются сходства и различия в развитии спородермы у *Manglietia tenuipes* и ранее изученного вида *Michelia fuscata*.

В процессе изучения онтогенеза спородермы примитивных покрытосеменных было прослежено развитие оболочки пыльцевого зерна у *Austrobaileya maculata* (Zavada, 1984 — пор. *Laurales*) и *Michelia fuscata* (Габараева, 1986а, б — пор. *Magnoliales*). Исследование развивающихся микроспор представителя другого рода сем. *Magnoliaceae* — *Manglietia tenuipes* — выявило некоторые важные отличия в начальных стадиях заложения их спородермы (Габараева, 1987а, б). В настоящей работе приведены данные по развитию интины *Manglietia tenuipes*.

Материал и методика

Материал для исследования был собран в Батумском ботаническом саду АН СССР, зафиксирован по стандартной глутар-осмиевой методике и залит в эпон. Более подробно методика изложена в предыдущих исследованиях (Габараева, 1987а, б).

Результаты исследования

Посттетрадный период — средняя и поздняя стадии. После того как на ранней посттетрадной стадии благодаря массовому поступлению предшественников спорополленина (СП) из тапетума оформились тектум и столбики экзины, а также заложились новые элементы экзины — подстилающий слой эктэкзины и ламеллы эндэкзины, под последними начинают появляться первые гранулы интины I (табл. I, *1*). Первые гранулы сами состоят из мелкогранулярного компонента, напоминающего рибосомы (табл. I, *1*—*3*). Отдельные участки плазмалеммы в это время имеют повышенный контраст (табл. I, *1*, *2*, *4*), а со стороны цитоплазмы к ним примыкают полоски осмиофильного вещества (табл. I, *4*, *стрелки*). Следует отметить, что одновременно продолжается достраивание ламелл эндэкзины: мы видим отдельные фрагменты

мембран, еще не объединенные в ламеллы (табл. I, *2*, *3*). В это время бо́льшая часть цитоплазмы микроспор занята крупной вакуолью (табл. I, *5*); в периферической цитоплазме, под плазмалеммой, наблюдается большое число пластид со множеством полисахаридных гранул. Иногда у плазмалеммы видны отдельные цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР), в цитоплазме содержится большое число свободных рибосом.

В области дистальной апертуры сохраняется складка экзины, образовавшаяся здесь еще в начале посттетрадного периода (табл. I, *5*); ее составляет в основном подстилающий слой эктэкзины. Интина I (табл. I, *5*) в складку не заходит, и толщина ее под апертурой по сравнению с неапертурными районами не увеличивается.

Во время интенсивного роста гранулярной интины I место синтеза ее гранул не вызывает сомнений: в периферической цитоплазме мы наблюдаем множество активных диктиосом, отчленяющих пузырьки с фибриллярным веществом гранул (табл. II, *1*, *2*), только менее конденсированным, чем в гранулах, уже выделившихся за плазмалемму (табл. II, *1*). Интересно отметить, что первые гранулы интины состоят из мелких рибосомоподобных частиц, а более поздние и более крупные — из фибриллярного компонента. Эти гранулы по 1—3 в пузырьках Гольджи выносятся за плазмалемму путем экзоцитоза (табл. II, *2*).

После завершения построения гранулярного слоя интины I начинается отложение второго слоя интины — аморфно-фибриллярного. В периферической цитоплазме при этом происходят значительные изменения: основной ее объем теперь занят стопками более или менее параллельных плазмалемме цистерн ГЭР, заполненных серым веществом такого же контраста, как и вещество интины II (табл. III, *1*). Плазмалемма в это время значительно извита, образует лопастной контур; ближайшие к плазмалемме цистерны ГЭР повторяют ее контур (табл. III, *1*); иногда между цистернами ГЭР находятся диктиосомы и липидные капли.

Срез предварительно ацетолизированных микроспор демонстрирует исчезновение гранулярного (а также внутренних) слоев интины, показывая отсутствие в них СП и подтверждая тем самым их «интиновый» статус (табл. III, *2*).

Третий слой интины — более отчетливо фибриллярный, чем интина II, и менее электронно-плотный — формируется последним (табл. IV, *1*). Стопки параллельных цистерн из периферической цитоплазмы на этой стадии исчезают, а цитоплазма выглядит как бы кипящей из-за большого числа мелких электронно-прозрачных пузырьков (табл. IV, *2*). В поисках источника этих пузырьков выясняется, что они отчленяются диктиосомами, состоящими из 6—7 почти прямых узких цистерн (табл. IV, *3*).

На этом построение спородермы *Manglietia tenuipes* завершается. Зрелая оболочка микроспоры составлена эктэкзиной, включающей тектум, широкие колумеллы с отдельными гранулами между ними и подстилающим слоем (табл. IV, *4*); под ней слабо просматриваются ламеллы эндэкзины, хорошо заметные лишь во время их развития. Интина состоит из трех слоев: наружного (гранулярного), среднего (аморфно-фибриллярного) и внутреннего (более светлого фибриллярного).

Обсуждение результатов

Как мы видели, во время появления первых гранул интины ламеллы эндэкзины еще достраиваются. Это явление описано у ряда видов, например у *Lilium* (*longiflorum*) (Heslop-Harrison, 1963; Dickinson, Heslop-Harrison, 1971), и авторы, исследуя фибриллярную интину с косо «застрявшими» в ней ламеллами и пытаясь объяснить возможность прохождения довольно громоздких ламелл сквозь фибриллярный слой, предложили остроумную интерпретацию наблюдаемого: наклонная ламелла неподвижна, а по ней, как по конвейеру, перетекают предшественники СП для полимеризации на ранее отложенных ламеллах эндэкзины. Это объяснение допускает синхронное утолщение обеих оболочек. У исследованного нами вида *Manglietia tenuipes* и ранее изученного *Michelia fuscata* ламеллы эндэкзины, по всей вероятности, формируются путем отпочковывания пузырьков от плазмалеммы и последующего разворачивания их мембран (Габараева, 1986а, 1987б), поэтому прохождение фрагментов ламелл в таком

виде сквозь рыхлый слой отдельных гранул интины I не должно вызывать затруднений.

Интересный нюанс обнаруживается в строении самых первых гранул интины I: они состоят из мелкогранулярного компонента — рибосомоподобных частиц, а последующие — из фибриллярного компонента. Безусловно, структурное различие в этом случае свидетельствует и о химическом различии, однако без цитохимических данных мы можем лишь делать предположения. Так, известно, что интина, кроме полисахаридов (ее основной состав — Echlin, Godvin, 1969; Southworth, 1983), содержит белки, в том числе ферменты (Цингер, Петровская-Баранова, 1961); среди ферментов интины определены кислая фосфатаза, рибонуклеаза, эстераза, амилаза (Knox, Heslop-Harrison, 1971; Shoup et al., 1981) и АТФаза (Rowley, Skvarla, 1974). Для некоторых видов (*Crocus vernus* — Knox, Heslop-Harrison, 1971) отмечено, что внесение в интину протеинов (в том числе ферментов) заканчивается до того, как откладываются полисахариды, а метка реакции (на кислую фосфатазу) видна в это время в неких сферических органеллах цитоплазмы. Не исключено, что первые гранулы интины, наблюдаемые нами за плазмалеммой у *Manglietia tenuipes*, содержат белки, возможно, ферменты, которые выносятся к клеточной поверхности в пузырьках Гольджи. Во время появления этих гранул интины I выделяются участки плазмалеммы повышенной контрастности с осмиофильным веществом, прижатым к ее внутренней поверхности, — картины, свидетельствующие о наличии эккриновой секреции. Известно, что мембраны обладают высоким контрастом и сильной осмиофилией при липидной эккриновой секреции (Lehmann et al., 1984); возможно, что происходит секреция липидных предшественников СП для формирования достраивающихся ламелл эндэкзины, однако не исключено, что осмиофильное вещество у плазмалеммы — белок. Кстати, интересно отметить, что у хвоща *Equisetum fluviatile* в интине отмечены округлые темные гранулы неидентифицированного состава (Lehmann et al., 1984) — гранулярная интина вообще редкое явление, до сих пор показана только у представителей сем. *Magnoliaceae* (Praglowski, 1974), однако автор, правильно указав все слои спородермы на микрографиях, никак не комментирует полученные данные. Исследуя развитие интины у представителей этого семейства, мы подтверждаем наличие у них гранулярной интины I и свидетельствуем, что вещество гранул синтезируется аппаратом Гольджи и экскретируется в оболочку путем экзоцитоза. Участие аппарата Гольджи в секреции веществ интины (но не гранулярной, а фибриллярной) отмечено многими авторами (Echlin, Godvin, 1969; Vasil, Aldrich, 1970; Dunbar, 1973; Willemse, Reznikova, 1980).

Следует особо остановиться на исследовании развития пыльцы *Austrobaileya maculata* (Zavada, 1984), поскольку этот вид тоже относится к подклассу *Magnoliidae*, как и изученные нами виды. Приведенные в работе автора микрографии показывают, что исследование выполнено на хорошем уровне и достаточно подробно. Однако есть моменты (и весьма существенные) в интерпретации результатов, которые могут вызвать сомнения. Один из главных выводов автора — гетероморфность эндэкзины, ламеллятной под апертурами и мелкогранулярной в неапертурных районах, причем с самого начала автор подчеркивает, что гранулярная эндэкзина не выдерживает ацетолиза из-за перемешивания ее материала с материалом интины. Однако на рис. 18 и 19 (с. 17 в его работе) хорошо виден гомогенный подстилающий слой эктэкзины, под которым находится тонкий слой из плотно сжатых ламелл, заметных благодаря своим белым линиям. Хорошо видны ламеллы и на ацетолизированном срезе развивающегося пыльцевого зерна, причем, с нашей точки зрения, на этом срезе прекрасно видна белая линия центральной ламеллятности — граница экт- и эндэкзины. Поэтому остается непонятным, почему автор этот ламеллятный слой причисляет к подстилающему, и тогда мелкогранулярный нижележащий слой оказывается, по мнению автора, эндэкзиновым, а его неустойчивость к ацетолизу (несвойственная эндэкзине) потребовала специального объяснения (перемешанность со слоями интины). В своем обзоре M. Guédès (1982) провел подробный анализ исследований по развитию спородермы и различной интерпретации ее стратификации, в результате которого подчеркнул, что ламеллятный внутренний слой экзины покрытосеменных является эндэкзиновым даже тогда, когда он выглядит слитым

с наружной экзиной и неотличим от нее по окрашиваемости. Наличие ламелл, установленное в онтогенетическом исследовании M. Zavada (1984), к тому же отнюдь не слитых с подстилающим слоем, логично интерпретировать как эндэкзину (тем более что относительно апертурного района, где слой ламелл более мощный, автор так и делает), а мелкогранулярный слой — как первый слой интины (вспомним, что он не выдерживает ацетолиза). Наши результаты показали, что у *Michelia fuscata* и *Manglietia tenuipes* в онтогенезе четко видно заложение ламеллятной эндэкзины (Габараева, 1986а, 1987б), которая затем сильно сжимается и становится малозаметной в зрелом пыльцевом зерне, а первый слой интины состоит из крупных сферических гранул.

С началом отложения второго слоя интины — интины II — цитологическая картина резко меняется. Интина II имеет аморфно-фибриллярную структуру, и во время ее построения плазмалемма образует лопастные инвагинации. Основная органелла, участвующая в ее формировании, — видимо, ГЭР, образующий массивные скопления в периферической цитоплазме в виде стопок параллельных цистерн; в это время вблизи плазмалеммы не наблюдается почти никаких других органелл (табл. III, *1*). У исследованного нами ранее вида *Michelia fuscata*, интина которого весьма сходна с интиной *Manglietia tenuipes*, строительство аморфно-фибриллярной интины II осуществлялось в результате весьма своеобразного взаимодействия цистерн ГЭР и диктиосом (Габараева, 1986б); у *Manglietia tenuipes* вещество слоя интины II, по всей видимости, синтезируется и выделяется исключительно цистернами ГЭР. Учитывая более или менее аморфную структуру вещества этого слоя, естественно предположить, что значительную часть его содержимого (наряду с полисахаридами) составляют белки. В настоящее время накопилось достаточно литературных данных, свидетельствующих о возможности синтеза и, главное, прямой секреции белков из цистерн эндоплазматического ретикулума (ЭР) за плазмалемму либо путем предварительного отчленения от цистерн пузырьков, содержащих секрет, или перехода мембран цистерн в вакуоли, перестройки их мембран по мере приближения к плазмалемме и последующего причленения этих пузырьков или вакуолей к плазмалемме (Kristen, 1980; Robenek, 1980; Saigo et al., 1983; Васильев, Муравник, 1986), либо путем прямого анастомозирования мембран цистерн ЭР с плазмалеммой, т. е. открывания полости цистерн в клеточную оболочку (Obata, 1979; Kristen, 1982; Васильев, Муравник, 1986). Возможна и эккриновая секреция веществ цистерн ЭР через плазмалемму при тесном соприкосновении их мембран (Данилова, Бармичева, 1977; Robenek, 1980; Габараева, 1986б). Участие цистерн ЭР именно в построении интины при развитии микроспор тоже отмечено для ряда видов. Так, при изучении развития интины у *Tradescantia bracteata* серийные срезы подтверждали слияние мембран цистерн ЭР с плазмалеммой (Mepham, Lane, 1970); во время развития интины у видов рода *Heliconia*, обладающих неотенической экзиной, вдоль плазмалеммы наблюдались стопки цистерн ГЭР (Stone et al., 1979); белоксодержащие тела и цистерны ЭР, заполненные электронно-плотным веществом, лежащие впритык к сильно извитой плазмалемме, отмечены на этой же стадии у *Silene alba* (Shoup et al., 1981).

У зрелых микроспор *Michelia fuscata* мы обнаружили наличие третьего, более светлого внутреннего слоя, сходного по структуре с интиной II; но поскольку мы не наблюдали механизма построения этого слоя и не располагали цитохимическими данными, то не могли с уверенностью выделить его как интину III и идентифицировали поэтому как слоистость интины II. В данной работе нам удалось наблюдать эту стадию развития и убедиться, что механизм построения третьего слоя интины совершенно иной, чем второго: если второй слой строится посредством цистерн ГЭР, то при заложении третьего ГЭР из периферической цитоплазмы полностью исчезает, а его место занимает масса мелких пузырьков, отчленяемых диктиосомами (табл. IV, *1—3*). В этом случае совершенно ясно, что третий слой интины — самостоятельный слой, который следует рассматривать как интину III; теперь очевидно, что так же следует интерпретировать сходную интину у *Michelia fuscata*.

Неясным остается вопрос об участии пластид в построении интины. С одной стороны, эти органеллы со множеством гранул все время находятся под плаз-

малеммой микроспор, с другой — мы не наблюдаем уменьшения числа этих гранул в пластидах, как можно было бы ожидать в случае утилизации их при построении интины. Возможно, впрочем, что часть пластид в это время резервируют запасные питательные вещества, а другая часть тратит их на построение оболочки. Ряд авторов определенно подтверждают мобилизацию полисахаридов пластид в процессе построения интины (Mepham, Lane, 1970; Willemse, Reznikova, 1980).

Таблица-схема, где сведены данные об изменениях клеточных органелл в течение всего периода развития микроспор *Manglietia tenuipes*, позволяет наглядно продемонстрировать причастность органелл к процессу формирования спородермы, а также сравнить их с соответствующими изменениями при построении спородермы *Michelia fuscata* (Габараева, 1986б). Прежде всего важно подчеркнуть, что финально очень сходные по строению тектатно-колумеллятные экзины *Manglietia tenuipes* и *Michelia fuscata* строятся на принципиально различных матриксах: первая — на фибриллярном, вторая — на везикулярном. Однако особенности формирования полимеризационно-способствующих поверхностей в везикулярном матриксе *Michelia fuscata* парадоксальным образом позволяют формирование в конечном счете такого же рисунка экзины, какой возникает на более традиционном для покрытосеменных фибриллярном матриксе *Manglietia tenuipes*. Второе обстоятельство, которое нужно подчеркнуть, — заложение у обоих видов в начале посттетрадного периода ламеллятной эндэкзины, которая в зрелых пыльцевых зернах просматривается гораздо хуже вследствие спаивания и спрессовывания ламелл.

Аппарат Гольджи, являясь активной органеллой на протяжении всего тетрадного периода, в посттетрадном имеет свои пики и спады: основная роль принадлежит ему в построении интин I и III, тогда как при формировании ламелл эндэкзины и слоя интины II аппарат Гольджи малоактивен. Отметим, что у *Michelia fuscata* аппарат Гольджи принимает участие в построении интины II наравне с цистернами ГЭР. ЭР в процессе развития спородермы, как и у вида *Michelia fuscata*, меняет свои формы в зависимости от стадии развития спородермы; в тетрадном периоде преобладает агранулярный эндоплазматический ретикулум (АЭР), а в посттетрадном — ГЭР, причем особенно активна его роль у обоих видов в построении интины II.

Одним из самых интересных явлений при развитии микроспор у рассмотренных видов следует считать сравнительно необычные и малоизученные формы существования ЭР — агрегаты ЭР кольчужного типа с синусоидально изогнутыми цистернами. Они наблюдаются у обоих видов в тетрадном и первой половине посттетрадного периодов. Мы считаем, что этим агрегатам ЭР свойственна какая-то важная синтетическая функция, возможно, синтез предшественников СП.

Цикл пластид у *Manglietia tenuipes* в общих чертах такой же, как у *Michelia fuscata*: от чашевидных пластид со стромой, лишенной включений в начале тетрадного периода, до овальных пластид со множеством гранул, очевидно, полисахаридных. Однако четкости в понимании участия запасных веществ пластид в построении оболочки (полисахаридной части интины) нет; по-видимому, изменения, касающиеся всей популяции пластид, неоднозначны и являются результатом нескольких разнонаправленных процессов.

J. Heslop-Harrison (1976), отмечая существование как бы двух компартментов, двух сфер влияния в спородерме — экзины и интины — подчеркивает, что контроль над процессами инициации экзины в тетрадном периоде сосредоточен не в гаплоидном ядре микроспор, а в цитоплазме постмейотических микроспор; именно она содержит программу развития оболочки, заданную еще в предмейозе (пример задержанной дифференциации). Это означает, что экзина — продукт диплоидного поколения, тогда как интина, наоборот, — исключительно продукт протопласта гаплоидного поколения, т. е. спородерма онтогенетически имеет двойственное происхождение. Это бесспорное положение, не раз подтвержденное экспериментально, очень важно и находит отражение в основных изменениях органелл микроспор в ходе онтогенеза спородермы. В самом деле, наблюдается определенная разница в структуре ряда органелл до и после рас-

Клеточные компоненты	Стадии тетрадного периода					
	Начальная				Средняя	Поздняя
	1–2-й этапы	3-й этап	4-й этап	5-й этап		
Оболочка микроспоры: внеапертурный район						
Оболочка микроспоры: апертурный район						
Эндоплазматический ретикулум						
Аппарат Гольджи						
Пластиды						

Таблица-схема, показывающая постепенное развитие строящейся спородермы *Manglietia tenuipes* и параллельные изменения органелл микроспор

Клеточные компоненты	Посттетрадный период				
	Ранняя стадия	Средняя стадия (стадия вакуолизации)			Поздняя стадия: интина III
		Инициация интины I	интина I	интина II	
Оболочка микроспоры: внеапертурный район					
Оболочка микроспоры: апертурный район					
Эндоплазматический ретикулум					
Аппарат Гольджи					
Пластиды					

Таблица-схема (продолжение)

пада тетрад. После мейотической элиминации рибосом цитоплазма микроспор в тетрадном периоде сравнительно бедна рибосомами, а ЭР в основном существует в форме АЭР (см. таблицу-схему); в посттетрадном периоде популяция свободных рибосом значительно возрастает, а ЭР представлен в форме ГЭР. Агрегаты ЭР кольчужного типа, наблюдающиеся в цитоплазме с самого начала тетрадного периода и первое время в посттетрадном, исчезают во время формирования интины; по-видимому, их существование возможно лишь в цитоплазме спорофита, «доставшейся» микроспорам в результате мейотического деления. Пластиды, чашевидные в начале тетрадного периода и содержащие в своих полостях часть цитоплазмы мейоцитов с их рибосомами и другими включениями, лишь к концу тетрадного периода меняют форму и активно накапливают гранулы запасных веществ, т. е. меняют тип метаболизма.

Однако мы вынуждены внести одну серьезную коррективу в положения, выдвинутые Heslop-Harrison. Автор замечает: «Нет оснований считать, что какая-нибудь радикально новая структурная особенность добавляется в течение посттетрадного периода роста экзины» (Heslop-Harrison, 1976: 28), т. е. дальнейшие изменения — только разрастание и утолщение уже имеющихся элементов, не требующие активного участия цитоплазмы микроспоры. Но если мы еще раз посмотрим на таблицу-схему, то увидим, что именно в начале посттетрадного периода возникает радикально новый элемент экзины (и как раз при активном участии цитоплазмы микроспоры) — ламеллятная эндэкзина. Эндэкзина появляется при таких же условиях не только у *Manglietia tenuipes*, но и у многих других видов растений. Именно поэтому, а также вследствие часто возникающих у исследователей разногласий относительно идентификации этого слоя спородермы так важно онтогенетически различное происхождение не только экзины и интины, но — что более существенно и менее очевидно — эктэкзины и эндэкзины.

Выводы

1. У *Manglietia tenuipes* выявлены 3 слоя интины, имеющие различную структуру и строящиеся разными способами: интина I — гранулярная, ее гранулы синтезируются аппаратом Гольджи и выделяются за плазмалемму путем экзоцитоза его пузырьков; интина II — аморфно-фибриллярная, синтезируется и секретируется при помощи массивов цистернального ГЭР; интина III — фибриллярная, строится с помощью особой генерации диктиосом с прямыми цистернами.
2. В построении оболочки пыльцевого зерна *Manglietia tenuipes* основная роль принадлежит (одновременно и последовательно) аппарату Гольджи и различным формам эндоплазматического ретикулума, в том числе агрегатам кольчужного типа.
3. Не только экзина и интина онтогенетически имеют разное происхождение (спорофитное и гаметофитное, — по: Heslop-Harrison, 1976), но такое же разделение по онтогенетическому признаку существует внутри самой экзины — на эктэкзину и эндэкзину, которые детерминируются разными сферами влияния.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Изменение ультраструктуры нестимулированных пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в связи с секрецией. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 8, с. 1050—1059. — *Габараева Н. И.* Развитие экзины у *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума. — Бот. журн., 1986а, т. 71, № 3, с. 311—322. — *Габараева Н. И.* Ультраструктурное исследование развития интины *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума. — Бот. журн., 1986б, т. 71, № 4, с. 416—428. — *Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие спородермы *Manglietia tenuipes* (*Magnoliaceae*) в течение тетрадного периода: построение примэкзины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл. — Бот. журн., 1987а, т. 72, № 3, с. 281—290. — *Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие ламелл эндэкзины у *Manglietia tenuipes* (*Magnoliaceae*) в связи с вопросом о наличии эндэкзины у примитивных покрытосеменных. — Бот. журн., 1987б, т. 72, № 10, с. 1310—1317. — *Данилова М. Ф., Бармичева Е. М.* О возможном участии эндоплазматического ретикулума в формировании клеточной оболочки растущего корневого волоска *Trianea bogotensis* Karst. (сем. *Hydrocharitaceae*). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 2, с. 173—177. — *Цингер Н. В., Петровская-Баранова Т. П.* Оболочка пыльцевого зерна — живая,

физиологически активная структура. — ДАН СССР, 1961, т. 138, № 2, с. 466—469. — *Dickinson H. G.*, *Heslop-Harrison J.* The mode of growth of the inner layer of the pollen—grain exine in *Lilium*. — Cytobios, 1971, vol. 4, p. 233—243. — *Dunbar A.* Pollen development in the *Eleocharis palustris* group (*Cyperaceae*). 1. Ultrastructure and ontogeny. — Bot. Notis., 1973, vol. 126, N 2, p. 197—254. — *Echlin P.*, *Godwin H.* The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus*. 3. The formation of the pollen grain wall. — J. Cell Sci., 1969, vol. 5, N 2, p. 459—477. — *Guédès M.* Exine stratification, ectexine structure and angiosperm evolution. — Grana, 1982, vol. 21, N 3, p. 161—170. — *Heslop-Harrison J.* The pollen wall: structure and development. (S. E. B. Symposium, Cambridge), — Soc. Exper. Biol., 1963. — *Heslop-Harrison J.* Adaptive significance of the exine. — In: The evolutionary significance of the exine. London: Acad. Press, 1976, p. 27—37. — *Knox R. B.*, *Heslop-Harrison J.* Pollen-wall proteins: electron-microscopic localization of acid phosphatase in the intine of *Crocus vernus*. — J. Cell Sci., 1971, vol. 8, p. 727—733. — *Kristen U.* Ausscheidung von Protein und Glycoprotein durch pflanzliche Drüsen. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1980, Bd 93, Hf 3, S. 587—594. — *Kristen U.* The validity of the endomembrane concept in the light of polysaccharide and protein secretion in higher plants. — Bul. Soc. Bot. Fr., 1982, t. 129, N 1, p. 15—21. — *Lehmann H.*, *Neidhart H. V.*, *Schlenkermann G.* Ultrastructural investigations on sporogenesis in *Equisetum fluviatile*. — Protoplasma, 1984, vol. 123, N 1, p. 38—47. — *Mepham R. H.*, *Lane G. R.* Observations on the fine structure of developing microspores of *Tradescantia bracteata*. — Protoplasma, 1970, vol. 70, N 1, p. 1—20. — *Obata T.* Fine structural changes in barley aleurone cells during gibberellic acid-induced enzyme secretion. — An. Bot., 1979, vol. 44, N 3, p. 333—337. — *Praglowski J.* World pollen and spore flora. 3. *Magnoliaceae* Juss. Stockholm: S. Nilsson. 1974. 45 p. — *Robenek H.* Relationship between the endoplasmic reticulum and the plasma membrane of protoplasts of *Skimmia japonica* Thunb. — Biol. Zentr., 1980, Bd 99, N 1, S. 13—23. — *Rowley J. R.*, *Skvarla J. J.* Origin of the inner intine in pollen of *Canna*. — 32nd An. Proc. Electron Microscopy Soc. Amer., St. Louis, Missouri: Arceneaux, 1974. — *Saigo R. H.*, *Peterson D. M.*, *Holy J.* Development of protein bodies in oat starchy endosperm. — Canad. J. Bot., 1983, vol. 61, N 4, p. 1206—1215. — *Shoup J. K.*, *Overton J.*, *Ruddat M.* Ultrastructure and development of the nexine and intine in pollen wall of *Silene alba*. — Amer. J. Bot., 1981, vol. 68, N 8, p. 1090—1095. — *Southworth D.* Exine development in *Gerbera jamesonii* (*Asteraceae*: *Mutisieae*). — Amer. J. Bot., 1983, vol. 70, N 7, p. 1038—1047. — *Stone D. E.*, *Sellers S. G.*, *Kress W. J.* Ontogeny of exineless pollen in *Heliconia*, a banana relative. — An. Missouri Bot. Gard., 1979, vol. 66, N 4, p. 701—730. — *Vasil I. K.*, *Aldrich H. C.* A histochemical and ultrastructural study of the ontogeny and differentiation of pollen in *Podocarpus macrophyllus* D. Don. — Protoplasma, 1970, vol. 71, N 1—2, p. 1—37. — *Willemse M. T. M.*, *Reznikova S. A.* Formation of pollen in the anther of *Lilium*. 1. Development of the pollen wall. — Acta Bot. Neerl., 1980, vol. 29, N 2—3, p. 127—140. — *Zavada M.* Pollen wall development of *Austrobaileya maculata*. — Bot. Gaz., 1984, vol. 145, N 1, p. 11—21.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 VIII 1986.

SUMMARY

The development of intine of pollen grain wall in *Manglietia tenuipes* was investigated. Three layers of intine which have different structure and modes of formation were discovered. Intine I is granular, its granules are synthesized by the Golgi apparatus and excreted by exocytosis of the Golgi vesicles. Amorphous-fibrillar intine II is synthesized and secreted by the stacks of RER cysternae. Fibrillar intine III is constructed by means of special generation of the Golgi apparatus with straight cisternae, budding off small electron-transparent vesicles. The morphological data indicate that the three layers of the intine have differences in their chemical composition. The examination of development of the intine in *Manglietia tenuipes* completes the investigation of pollen wall development of this species (Gabarayeva, 1987a, b). It can be stated now that the main role in the formation of pollen wall in *Manglietia tenuipes*, as well as in *Michelia fuscata* (Gabarayeva, 1986a, b) play (simultaneously or by turns) the Golgi apparatus and various forms of the ER, in particular aggregates of ER *en cotte de mailles*. It is important to underline that not only exine and intine have ontogenetically different origin (sporophytic and gametophytic, by J. Heslop-Harrison, 1976), but the subdivision on the ontogenetical ground exists inside the exine itself, which falls into the ectexine and the endexine determinated by different domains.

УДК 581.821.1 : 582.893

Т. А. Остроумова

ТИПЫ УСТЬИЦ ЛИСТЬЕВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *APIACEAE*

T. A. OSTROUMOVA. THE TYPES OF STOMATA IN REPRESENTATIVES OF THE *APIACEAE* FAMILY

Изучены морфологические типы устьиц листьев у 119 видов 3 подсемейств сем. *Apiaceae*. Найдены аномоцитный, гемипарацитный, брахипарацитный, диацитный (включая диаллелоцитный), парацитный (включая параллелоцитный) типы. В большинстве случаев на одном листе встречается 2—3 стоматотипа. Определенное таксономическое значение имеет преобладающий тип, особенно преобладание устьиц, окруженных двумя эпидермальными клетками (диацитный, парацитный типы и промежуточные между ними формы).

Морфология устьичного аппарата зонтичных описана уже более чем для 300 видов в основном культурных растений и дикорастущих видов Европы (Solereder, 1899; Warning, 1934; Reise, 1950; Metcalfe, Chalk, 1950; Gupta et al., 1965; Guyot, 1965, 1966, 1971a, b, 1978, 1984; Guyot et al., 1980; Cauwet-Marc, 1976; Blasco et al., 1978; Cauwet-Marc et al., 1978; Mandenova et al., 1978; Shah, Abraham, 1981; Arora et al., 1982; Никитин, Панкова, 1982). У большинства видов флоры СССР стоматографические признаки не изучены и поэтому не могли быть использованы в таксономических ревизиях последних лет. Нашей задачей было описать распределение стоматотипов среди различных таксономических групп зонтичных главным образом флоры СССР и выявить признаки, наиболее важные для систематики.

Листья для изучения эпидермы собирали у живых растений на участке систематики зонтичных Ботанического сада Московского государственного университета или брали из гербария. Со свежих листьев делали слепки клеем БФ-6 или фрагменты свежих и засушенных листьев мацерировали в 5%-м растворе KOH в течение 2—3 сут при комнатной температуре, снимали эпидерму, заключали ее в глицерин. Второй способ более трудоемкий, но дает обычно лучшие результаты. Для изучения использовали вполне развитые листовые пластинки прикорневых или нижних стеблевых листьев, просматривали верхнюю и нижнюю эпидерму, определяли тип не менее 100 устьичных аппаратов. Поскольку форма эпидермальных клеток и типы устьиц вблизи жилок отличаются от остальной части листа, учитывали только устьица, не примыкающие к жилкам. Если устьичные аппараты на верхней стороне листа были иные, чем на нижней, для сравнения брали только устьица на нижней эпидерме.

Мы пользуемся морфологической классификацией типов устьичного аппарата (кратко называемых типами устьиц или стоматотипами) М. А. Барановой (1985). Основные понятия определяем следующим образом. Устьичный аппарат — пара замыкающих клеток устьиц и прилегающие к ним эпидермальные клетки. Клетки, непосредственно прилегающие к замыкающим и не отличающиеся по своей морфологии от остальных клеток эпидермы, — соседние, отличающиеся — побочные. В отдельных случаях (аллелоцитные устьица) побочных клеток много и не все они контактируют с замыкающими. Как выяснилось из анализа нашего материала, число прилегающих клеток иногда бывает важно само по себе, независимо от их морфологии.

Мы встретили в семействе зонтичных аномоцитные, гемипарацитные, анизоцитные, диацитные (включая диаллелоцитные), парацитные в узком смысле (включая параллелоцитные) и брахипарацитные устьица. Поскольку в работах по морфологии устьичных аппаратов используются различные классификации и по-разному проводятся границы между типами, считаем необходимым точно определять применяемые термины. К аномоцитным мы относим устьица, окруженные 3—5 (редко 6) соседними клетками; к гемипарацитным — устьица с одной побочной клеткой, располагающейся вдоль одной из замыкающих клеток, и 2—3 соседними. На одном препарате нередко встречаются все переходы между этими крайними вариантами, и при разграничении аномоцитных и гемипарацитных устьиц мы считали побочной мелкую клетку, сходную по своим размерам с замыкающими (остальные эпидермальные клетки обычно намного крупнее) и не имеющую извилистых стенок. Столь же нерезок переход от гемипарацитных устьиц с 3 прилегающими клетками к анизоцитным, куда мы относили только те устьица, которые окружены 3 неравными хорошо выраженными побочными клетками. Диацитные и парацитные (в узком смысле) устьица имеют 2 прилегающие клетки; в диацитных граница между этими клетками располагается перпендикулярно устьичной щели, у парацитных — является приблизительно ее продолжением. У изученных нами видов прилегающие клетки этих двух типов не всегда дифференцированы морфологически, т. е. могут быть как соседними, так и побочными. Нередко на одном препарате встречаются и хорошо выраженные диацитные и парацитные устьица, и переходные формы, у которых устьичная щель расположена косо (такой случай описал еще H. Solereder (1899), для *Hydrocotyle chamaemorus*). Поэтому мы объединяем все устьица с 2 прилегающими клетками в одну группу и указываем морфологический тип лишь в случае их однообразной ориентации. Диаллелоцитные и параллелоцитные устьица имеют 3—5 побочных клеток, но лишь 2 из них непосредственно контактируют с замыкающими клетками. Брахипарацитный тип (к замыкающим клеткам примыкают 2 латеральные побочные клетки и 2 полярные соседние) у изученных видов встречается редко и изолированно от собственно парацитного.

На листьях видов зонтичных нередко встречаются одновременно 2—3 стоматотипа. Особого внимания заслуживает распространение устьиц с 2 прилегающими клетками (табл. 1). Около половины изученных образцов семейства

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость устьичных аппаратов с 2 прилегающими клетками в семействе *Apiaceae*

Процент устьиц с 2 прилегающими клетками от общего числа устьиц	0	1—10	11—20	21—30	31—40	41—50	51—60	61—70	71—80	81—90	91—100	Всего
Число образцов	64	39	5	2	2	2	7	7	6	3	3	140

Примечание. Единица счета — вид (в случае однообразия в пределах вида) или внутривидовой вариант.

зонтичных вообще не имеют таких устьиц, у 39 их очень мало — не более 10 %; более 50 % таких устьиц — у довольно большого числа образцов, а реже всего встречаются образцы, которые имеют от 21 до 50 % устьиц с 2 прилегающими клетками.

Учитывая это распределение, мы относили каждый изученный образец к одной из следующих 6 групп.

1. Дв — с преобладанием устьиц с 2 прилегающими клетками (рис. 1, *I*; табл. I, *А*, *Д*; табл. II, *А*, *В—Д*).

2. Дв+А+Г — со значительным участием устьиц с 2 прилегающими клетками (от 11 до 50 %; рис. 1, *II*).

3. А — более $^2/_3$ устьиц аномоцитные (рис. 1, *III*; табл. II, *Е*).

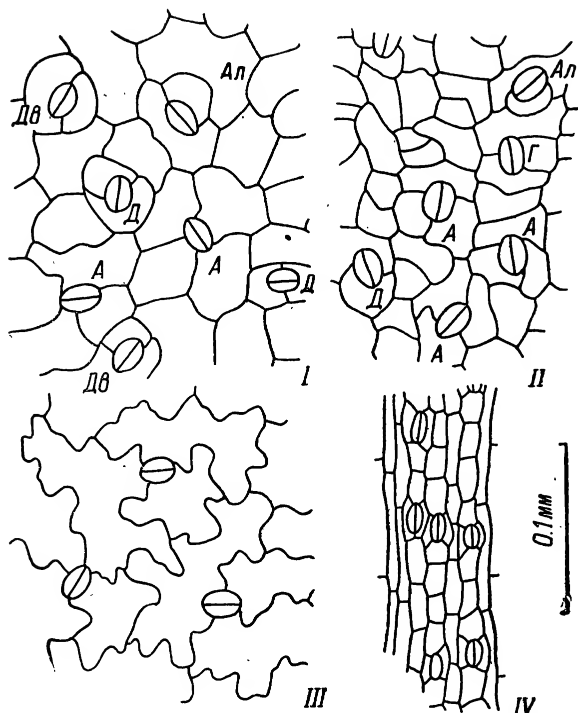


Рис. 1. Эпидерма листа.

I — *Aegopodium alpestre*; *II* — *Peucedanum officinale*; *III* — *Drusa glandulosa*, все устьица аномоцитные; *IV* — *Eryngium lassauxii*, все устьица брахипарацитные. *А* — аномоцитные устьица; *Ал* — аллелоцитные; *Г* — гемипарацитные; *Дв* — с двумя прилегающими клетками, промежуточные между диацитными и парацитными; *Д* — типичные диацитные.

4. А+Г — с приблизительно равной встречаемостью аномоцитных и гемипарацитных устьиц (табл. I, *Е*).

5. Г — более $^2/_3$ устьиц гемипарацитные, изредка с участием анизоцитных (табл. I, *В*; табл. II, *Б*).

6. БП — с брахипарацитными устьицами (рис. 1, *IV*).

Группы 3—6 практически лишены устьиц с 2 прилегающими клетками (их не более 10 %).

Мы не указываем процентное соотношение стоматотипов для каждого вида, как это иногда встречается в литературе (например, Shah, Abraham, 1981). Внутривидовые различия по этому показателю часто составляют 10—20 %, и приводимые цифры создают лишь иллюзию точности.

Характеристика стоматотипов изученных видов приведена в табл. 2. Границы между нашими стоматографическими группами условны, и возможны случаи, когда близкие по соотношению устьичных типов образцы одного вида попадают в разные группы; но при данном разграничении групп это случилось лишь с 2 видами — *Angelica purpurascens* (А и А+Г) и *Peucedanum officinale* (А+Г и Дв+А+Г). Значительная внутривидовая изменчивость отмечена у *Ferula kokanica* и *Angelica anomala* (А+Г и Г), у *Laserpitium krapfii* и *L. gallicum* (А и А+Г). Ранее мы изучили по такой же методике стоматотипы у 18 видов рода *Elaeosticta* (Остроумова, 1985), изменчивым оказался лишь *E. allioides* (один образец — Г, остальные — А).

Для ряда видов мы определили соотношение устьиц с разными числами прилегающих клеток (варианты, встречающиеся менее чем у 10 % устьичных аппаратов данного образца, не показаны). У видов с аномоцитными и гемипарацитными устьицами чаще всего встречаются 3—4 прилегающие клетки, причем виды различаются по преобладающему их числу. Для большинства видов родов *Laserpitium* и *Peucedanum* характерны устьица с 3 прилегающими клетками, *Astrantia* — с 4, а в пределах других родов (например, *Angelica*, *Ferula*) имеются виды с преобладанием как 3, так и 4 прилегающих клеток. У *Heteromorpha arborescens* и *Peucedanum pschawicum* довольно часто встречается 5 прилегающих клеток.

Каждое из 3 подсемейств зонтичных гетерогенно по изученным признакам. В подсем. *Hydrocotyloideae* виды рода *Hydrocotyle* обладают устьицами с 2 прилегающими клетками (аллелоцитными), рода *Drusa* — аномоцитными. В подсем. *Saniculoideae* встречаются все известные у зонтичных типы устьиц. Большинство изученных нами видов относится к подсем. *Apioideae*, где зарегистрированы аномоцитные, гемипарацитные, анизоцитные и устьица с 2 прилегающими клетками.

Спектры стоматотипов некоторых родов сем. *Apiaceae*, построенные на основании наших данных, показаны на рис. 2. Многие роды имеют ограниченный набор стоматотипов: *Aegopodium* — Дв, *Pimpinella* и *Chaerophyllum* — Дв

ТАБЛИЦА 2

Характеристика устьичных аппаратов семейства *Apiaceae*

Вид	Тип устьичного аппарата	Наличие устьиц на верхней стороне листа	Число прилегающих клеток	Происхождение материала
Подсем. *Hydrocotyloideae* Link				
Hydrocotyle bonariensis Commerson ex Lam. (табл. I, *A*)	Дв, аллело	+	2	БС, семена из Коимбры, Португалия
H. javanica Thunb.	Дв, аллело	—	2	БС, семена из Марбурга, ФРГ
H. ramiflora Maxim.	Дв, аллело	+	2	БС: о. Кунашир
H. ranunculoides L. fil.	Дв, аллело	Эпистоматический	2	БС, семена из Италии
Drusa glandulosa (Poiret) Bornm.	А	—		БС, семена из Марбурга, ФРГ
Подсем. *Saniculoideae* Burnett				
Astrantia biebersteinii Trautv.	А	—	(3) 4 (5)	БС: Дагестан, пос. Жанхотеко
A. colchica Albov	А	—	(3) 4 (5)	БС: Краснодарский край, Кавказский заповедник
Sanicula europaea L.	А	—	3, 4 (5)	MW: Ставропольский край, Тебердинский заповедник
Eryngium billardieri Delaroche (табл. I, *Г*)	Г	+	3 (4)	БС: Армения, пос. Сачлу
E. creticum Lam.	А+ +Г+Аз	+		БС, семена из Оксфорда, Великобритания
E. giganteum Bieb.	А+Г	+		БС: Ставропольский край, ст. Исправная
E. lassauxii Decne (рис. 1, *IV*)	БП	+	4	БС, семена из Лиссабона, Португалия
Lagoecia cuminoides L.	Дв	—	2	БС, семена из Штутгарта, ФРГ
Подсем. *Apioideae*				
Charophyllum prescottii DC.	Дв+А+Г, диа	+	2, 3	БС: Казахстан, Семипалатинская обл., ст. Жарма
Ch. roseum Bieb.	Дв, диа	—	2 (3)	БС: Дагестан, пер. Харами
Anthriscus schmalhausenii (Alb.) K.-Pol.	Г	—		БС: Краснодарский край, пос. Гузерипль
Molopospermum peloponessianum (L.) Koch	А+Г	—		БС, семена из Вены, Австрия
Fuernrohria setifolia C. Koch	Дв+А+Г, диа	+	(2) 3 (4)	БС: Армения, пос. Сачлу
Eleutherospermum circutarium (Bieb.) Boiss.	А	—	(3) 4	БС: Дагестан, пер. Харами
Prangos ledebourii Herrnst. et Heyn.	А+Г	+		БС: Казахстан, Семипалатинская обл., ст. Жарма
P. pabularia Lindl.	Г	+		БС: Киргизия, пер. Урумбаш
Heteromorpha arborescens Cham. et Schlach.	А	—	4, 5	БС, семена из Галле, ГДР
Bupleurum komarovianum Lincz.	А+Г	+	3 (4)	БС: Приморский край, окр. г. Дальнегорска
B. longifolium L. subsp. *aureum* (Fisch.) Soó (табл. II, *Г*)	Г	—	3 (4)	БС
B. multinerve DC.	Г+Аз	+	3 (4)	БС: Липецкая обл.
B. woronowii Manden.	Г	+		БС: Крым
Apium graveolens L. (табл. I, *E*)	А+Г	+	3 (4)	БС
Cicuta virosa L.	А	—		БС: Московская обл.
Petroselinum crispum (Mill.) A. W. Hill				
сорт берлинская корневая	А	+	3, 4	БС
сорт курчаволистная	А+Г	±		БС
Cryptotaenia japonica Hassk.	Г	—		БС: Сахалин

Вид	Тип устьичного аппарата	Наличие устьиц на верхней стороне листа	Число прилегающих клеток	Происхождение материала
Ptychotis saxifraga (L.) Loret et Barrandon	Дв, диаллело	+	2	БС, семена из Франции
Carum carvi L.	А	+	3 (4)	БС
C. komarovii Karjag.	Дв	—	2 (3)	БС: Армения, гора Хуступ
Pimpinella anthriscoides Boiss.	Дв+А+Г	—		БС: Азербайджан, пос. Джими
Pimpinella saxifraga L.				
рассеченные сегменты 1-го порядка	Дв, диа	±	2 (3)	MW: Псковская обл.
округлые сегменты	Дв, диа	+	2 (3)	MW: Калининская обл.
Aegopodium alpestre Ledeb. (рис. 1, *Г*)	Дв	+	2 (3)	БС: Джунгарский Алатау
A. podagraria L.	Дв, пара	—	2 (3)	БС: г. Москва
A. tadshikorum Schischk.	Дв	—	2 (3)	MW: Таджикистан, р. Майхура
Sium suave Walt.	А+Г	±		БС, из Главного ботанического сада АН СССР
Siella erecta (Huds.) M. Pimen.	А	+	3 (4)	БС: Казахстан, Чу-Илийские горы
Seseli alpinum Bieb.	А+Г	—		БС: Кабардино-Балкария, гора Чегет
S. annuum L.	Г	+		БС: Московская обл.
S. condensatum (L.) Reichenb.	А+Г	+		БС: Казахстан, горы Матай
S. dichotomum Pall. ex Bieb.	А+Г	+		БС: Крым
S. elatum L.	Г+Аз	+		БС, семена из Ростока, ГДР
S. incanum (Steph. ex Willd.) B. Fedtsch.	Г	+		БС: Казахстан, Семипалатинская обл.
S. montanum L.	Г	+		БС, семена из Поррантрюи, Швейцария
Foeniculum vulgare Mill.	Дв, диа	+		БС, семена из Клужа, Румыния
Cnidium filisectum Nakai et Kitag.	А	—	3, 4	БС: Приморский край, г. Дальнегорск
Anethum graveolens L. (табл. II, *Д*)	Дв, диа	+	2 (3)	БС
Parasialus asiaticus (Korov.) M. Pimen.	А+Г	+		БС: Таджикистан, Николаевский спуск
Tamamschjania lazica (Boiss. et Bal.) M. Pimen. et Kljuykov	Дв+А+Г, пара	—	(2) 3 (4)	БС: Ставропольский край, Тебердинский заповедник
Ligusticum alatum (Bieb.) Spreng.	Дв	—	2 (3)	БС: Кабардино-Балкария, р. Терскол
L. hultenii Fern.	А	—	(3) 4	MW: Магаданская обл., п-ов Пьягина
L. mutellina (L.) Crantz	А	+	3 (4)	БС: Закарпатская обл., пос. Баржава
Cenolophium denudatum (Hornem.) Tutin	А	±	3 (4)	БС: Рязанская обл.
Thaspium trifoliatum (L.) Gray	Дв, диаллело	+	2	БС: семена из Геттингена, ФРГ
Angelica L.				
Подрод *Archangelica* (Hoffm.) Drude				
A. archangelica L.	А+Г	—	(3) 4	БС: Московская обл.
A. decurrens (Ledeb.) B. Fedtsch.	А	+	(3) 4 (5)	БС: Алтай
A. komarovii (Schischk.) V. Tichomirov	А+Г	—	3, 4	БС: Таджикистан, пер. Анзоб
A. tschimganica (Korov.) V. Tichomirov	А+Г	+	3 (4)	БС: Узбекистан, гора Чимган
A. gmelinii (DC.) M. Pimen.	А	—	3 (4)	БС: Приморский край, окр. г. Владивостока

Вид	Тип устьичного аппарата	Наличие устьиц на верхней стороне листа	Число прилегающих клеток	Происхождение материала
Подрод *Angelica*				
A. genuflexa Nutt. ex Torr. et Gray (табл. II, *E*)	А	—	(3) 4	БС: Сахалин
A. purpuracsens (Ave-Lall.) Gilli	А+Г, А	—	3 (4)	БС: Грузия, окр. пос. Бакуриани
A. tatianae Bordz.	А	+	3 (4)	БС: Грузия, оз. Табацхури
A. dahurica (Fisch. ex Hoffm.) Benth. et Hook. f. ex Franch. et Savat	Дв+А+Г	—	2, 3, 4	БС, из ВИЛР
A. sachokiana (Karjag.) M. Pimen. et V. Tichomirov	А+Г	+	3 (4)	БС: Азербайджан, пос. Аных
A. cincta Boissieu	А	—	3, 4	БС, из Главного ботанического сада АН СССР
A. sachalinensis Maxim.	Дв+А+Г	—	(2) 3 (4)	БС, с Сахалина
A. anomala Ave-Lall.	А+Г, А	+	(3) 4 и 3 (4)	БС: Приморский край, окр. г. Владивостока
A. ursina (Rupr.) Maxim.	А	—	(3) 4	БС: Сахалин
A. decursiva (Miq.) Franch. et Savat	А	—	3, 4	БС: Приморский край, окр. г. Владивостока
Подрод *Ostericum* (Hoffm.) Maxim. ex Drude				
A. palustris (Bess.) Hoffm.	Дв	—	2 (3)	MW: Ярославская обл.
A. viridiflora (Turcz.) Benth.	Дв, аллело	—	2 (3)	MW: Приморский край, окр. пос. Краскино
A. grosseserrata Maxim.	Дв, аллело	—	2 (3)	MW: Приморский край, пос. Посьет
A. miqueliana Maxim. (табл. II, *A*)	Дв	—	2 (3)	БС: Приморский край, заповедник Кедровая Падь
A. maximowiczii (Fr. Schmidt) Benth. ex Maxim.	Дв+А+Г	—	2, 3, 4	БС: Приморский край, окр. г. Владивостока
A. czernaevia (Fisch. et Mey.) Kitag. (табл. II, *Г*)	Дв	—	2 (3)	БС: Приморский край, окр. г. Владивостока
Levisticum officinale Koch	Г	+	3, 4	БС
Agasyllis latifolia (Bieb.) Boiss.	Дв+А	—	(2) 3 (4)	БС: Дагестан, перевал Харами
Phlojodicarpus sibiricus (Steph. ex Spreng.) K.-Pol.	Г	+		БС: Бурятия
Ferula czatcalensis M. Pimen. (табл. I, *В*)	Г	+	3 (4)	БС: Киргизия, Нарын
F. karategina Lipsky	Г	+		БС: Туркестанский хр., Оби-Хингоу
F. kirialovii M. Pimen.	Г	+		БС: Узбекистан, гора Чимган
F. kokanica Regel et Schmalh.	Г, Г+А	+	3 (4)	БС: Таджикистан, Туркестанский хр., р. Хушикат
F. korshinskyi Korov.	А	+	3 (4)	БС: Киргизия, Алайский хр.; Суфи-Курган
F. transiliensis (Herd.) M. Pimen.	А+Г	+		БС: Казахстан
Ferulago galbanifera (Mill.) Koch	Г	+		БС: Крым
Laser trilobum (L.) Borkh.	Дв+А	—	(2) 3 (4)	То же
Peucedanum aegopodioides (Boiss.) Wandas	Дв+А+Г	+	2, 3, 4	БС: Югославия, Чачак
P. alsaticum L.	А	—	3 (4)	БС: Харьковская обл.
P. arenarium Waldst. et Kit.	Г	+		БС: Ростовская обл., пос. Поповка
P. carvifolia Vill.	А	—	(3) 4	БС: Закарпатская обл.
P. cervaria (L.) Lapeyr.	А+Г	±	3 (4)	БС: Закарпатская обл., пос. Холмец
P. cervariifolium C. A. Mey.	А	—	3 (4)	БС: Азербайджан, Талыш
P. deltoideum Makino et Yabe (табл. I, *Б*)	Г+Аз	+	3 (4)	БС: Приморский край, бух. Лазурная

Вид	Тип устьичного аппарата	Наличие устьиц на верхней стороне листа	Число прилегающих клеток	Происхождение материала
P. formosanum Hayata	Г+Аз	+	3 (4)	БС: Приморский край, заповедник Кедровая падь
P. hispanicum (Boiss.) Endl.	А	±		БС, семена из Клужа, Румыния
P. morissonii Bess.	А+Г	+	3 (4)	БС: Алтай, Чуйский тракт между с. Барлак и с. Мыюта
P. officinale L. (рис. 1, *II*)	А+Г, Дв+А+Г	+	(2) 3 (4)	БС, семена из Йены, ГДР
P. pshavicum Boiss.	А	+	3, 4, 5	БС, Сев. Осетия, ущелье р. Бад
P. ruthenicum Bieb.	А+Г	+	3 (4)	БС: Ростовская обл., пос. Поповка
P. tauricum Bieb.	А+Г	+	3 (4)	БС: окр. г. Пятигорска
Calestania palustris (L.) K.-Pol.	А	—		БС: Московская обл.
Imperatoria ostrutium L.	А+Г	+	3 (4)	БС: ЧССР, Крконоши
Pastinaca sativa L.	А	—	3, 4	БС
Heracleum aconitifolium Worovnow	А	+	3 (4)	БС: Ставропольский край, Тебердинский заповедник
H. lehmannianum Bunge	А	+	3, 4	MW: Узбекистан, пос. Ургут
H. olgae Regel et Schmalh.	А	+		MW: Таджикистан, хр. Петра I, пос. Карасагыр
Laserpitium L.				
Секция *Platyphylla* (Rchb. f.) emend Thell.				
L. latifolium L.	А	—	3 (4)	БС: Закарпатская обл., MW: Московская обл.
L. krapfii Crantz subsp. *krapfii*	А	—	3, 4	MW: Венгрия (Fl. Austro-Hung. exs., N 1318 «*L. alpinum*»)
L. krapfii subsp. *gaudinii* (Moretti) Thell.	А+Г	+	3 (4)	MW: Италия (Fl. Ital. exs., N 113, «L. *gaudinii* Moretti»)
L. peucedanoides L.	А+Г	+	3 (4)	MW: Италия (Fl. Ital. exs., N 310)
Секция *Variifolia* Thell.				
L. nitidum Zant.	А+Г	±	3 (4)	MW: Австрия (Fl. Austro-Hung. Exs., N 1321)
L. halleri Crantz	А	+	3 (4)	MW: Италия (Fl. Ital. exs., N 311 «*L. panax* Gouan»); MW: Австрия (Fl. Austro-Hung. exs., N 110 «*L. hirsutum* Lam.»)
L. gallicum L.	А	+	3 (4)	БС, семена из Йены, ГДР,
	А+Г	+	3 (4)	MW: Италия (Fl. Ital. exs., Ser. II, N 1095)
Секция *Daucopsis* Thell.				
L. prutenicum L.	Дв	—	2 (3)	MW: Московская обл.
L. hispidum Bieb.	Дв	—	2 (3)	БС: Краснодарский край, пос. Гузерипль; MW: Краснодарский край, Горячий ключ
L. siler L.	Дв, параллело	+	2 (3)	БС: семена из Базеля, Швейцария; MW: Австрия (Fl. Austro-Hung. exs., N 2573)
Melanoselinum decipiens (Schrader et Wendl.) Hoffm.	Дв, диа	—	2 (3)	БС, семена из Майнца, ФРГ

Примечание. Типы устьичного аппарата: А — аномоцитный, Аз — анизоцитный, аллело — аллелоцитный, БП — брахипарацитный, Г — гемипарацитный, диа — диацитный, диаллело — диаллелоцитный, Дв — с двумя прилегающими клетками, пара — парацитный. Наличие устьиц на верхней стороне листа: «—» — отсутствуют; «±» — устьиц значительно меньше, чем на нижней; «+» — столько же, сколько на нижней. Число прилегающих клеток: вне скобок — наиболее обычное число (числа), представленное более чем у 50 % устьиц; в скобках — более редкие варианты. Происхождение материала: БС — участок систематики зонтичных Ботанического сада МГУ, MW — Гербарий МГУ.

Род	Дв	Дв+А+Г	А	А+Г	Г	Г+Аз	БП
Hydrocotyle	●●●●						
Astrantia			●●●				
Eryngium					●●	●	●
Chaerophyllum	●	●					
Bupleurum				●	●	●●	
Elaeosticta			●●●●●	●●●●	●●●●●●●●●●		
Carum	●		●				
Pimpinella	●	●					
Aegopodium	●●●						
Seseli				●●●	●●●	●	
Angelica							
subg. Archangelica			●●	●●●			
subg. Angelica		●●	●●●●●●●	●●			
subg. Ostericum	●●●●●	●					
Ferula			●	●●	●●●		
Peucedanum		●●	●●●●●●	●●●●●	●●	●●	
Heracleum			●●●				
Laserpitium	●●●		●●●●	●●●●			

Рис. 2. Спектры стоматотипов некоторых родов сем. *Apiaceae* (наши данные).

Одна точка — вид или внутривидовой вариант. *А* — аномоцитные устьица, *Аз* — анизоцитные, *Г* — гемипарацитные, *Дв* — с 2 прилегающими клетками (диацитные, парацитные, переходные между ними формы, аллелоцитные), *БП* — брахипарацитные.

и Дв+А+Г; *Bupleurum*, *Ferula*, *Ferulago*, *Heracleum*, *Prangos*, *Seseli*, а также изученный нами ранее род *Elaeosticta* — разные соотношения А и Г. Выявляются роды, весьма полиморфные по изученным признакам: *Angelica*, *Carum*, *Laserpitium*, *Ligusticum*, *Peucedanum*. Близкие в таксономическом отношении роды *Aegopodium* и *Pimpinella* имеют сходные устьичные аппараты с 2 прилегающими клетками; у другой группы близких родов — *Laserpitium*, *Melanoselinum* — устьица с 2 прилегающими клетками также нередки. В роде *Laserpitium* виды секций *Platyphylla* и *Variifolia* имеют аномоцитные и гемипарацитные устьица, виды секции *Daucoides* — с 2 прилегающими клетками, так же как и *Laserpitium siler*, занимающий в роде изолированное положение. В пределах рода *Angelica* у видов подрода *Ostericum* преобладают устьица с 2 прилегающими клетками (лишь у *A. maximowiczii* таких устьиц немного), причем стенка между прилегающими клетками расположена косо по отношению к устьичной щели. Устьица с 2 прилегающими клетками встречаются, но не преобладают у *A. sachalinensis* и *A. dahurica* из подрода *Angelica*. Остальные виды подрода *Angelica* и все изученные виды подрода *Archangelica* несут лишь аномоцитные и гемипарацитные устьица. Таким образом, для систематики и диагностики зонтичных определенное значение имеет преобладающий тип (или типы) устьиц. Аномоцитный и гемипарацитный типы близки между собой: встречаются переходные между ними формы, эти 2 типа часто соседствуют на одном участке листа, их соотношение обычно значительно варьирует в пределах рода, подрода, секции. Столь же близки гемипарацитный и анизоцитный типы. Устьица с 2 прилегающими клетками хорошо отличаются от остальных типов по своей морфологии и нередко характерны для секции, подрода, рода или группы близких родов.

Вследствие разного понимания объема стоматотипов возникают трудности в сопоставлении литературных данных. В работах M. Guyot (1965, 1966, 1971a, b, 1978, 1984) описаны стоматотипы более 250 видов зонтичных. Понимаемый им объем аномоцитного и «бицитных» (с 2 прилегающими клетками) типов совпадает с нашим, а «анизоцитные мезогенные» устьица мы относим большей частью к гемипарацитным, в отдельных случаях — к собственно анизоцитным. Тип 3, по Guyot («анизоцитные мезоперигенные»), — сборный, к этому типу он относил (1971a) виды, имеющие смесь аномоцитных, анизоцитных, а нередко и устьиц с 2 прилегающими клетками. К типу 3 относится около половины изученных

Рис. 3. Спектры стоматотипов некоторых родов сем. *Apiaceae* (литературные данные).

Обозначения те же, что на рис. 2.

Род | Дв | А+Дв | А | Аз | БП

Hydrocotyle
Eryngium
Chaerophyllum
Anthriscus
Bupleurum
Carum
Oenanthe
Pimpinella
Aegopodium
Seseli
Angelica
Ferula
Heracleum
Laserpitium
Daucus
Torilis
Aphanopleura

им видов (Guyot, 1966, 1971a). По нашей классификации, эти виды попадают в группы А, А+Г, Дв+А+Г.

Спектры стоматотипов некоторых родов зонтичных, составленные по данным литературы, показаны на рис. 3. Guyot (1971b) для видов рода *Eryngium* указал только «тетрацитные» (брахипарацитные) и «анизоцитные» устьица. Мы понимаем анизоцитный тип узко и считаем, что в роде *Eryngium* встречаются виды с аномоцитными и гемипарацитными устьицами. Значительно отличается от нашего и спектр стоматотипов рода *Heracleum* — в литературе сообщается о видах рода, имеющих устьица с 2 прилегающими клетками. Однако, по мнению И. П. Манденовой с соавторами (Mandenova et al., 1978), такие виды, распространенные в Гималаях и южнее (*H. brunonis* Benth. ex C. B. Clarke, *H. hookerianum* Wight et Arn., *H. nepalense* D. Don, *H. pedatum* Wight), следует исключить из рода *Heracleum*. Относительно *H. canescens* Lindl., *H. ceylanicum* Gardn. ex C. B. Clarke, *H. wallechii* DC. данные противоречивы: в работе Guyot (1978) сообщается, что они имеют устьица с 2 прилегающими клетками, а Манденова с соавторами (Mandenova et al., 1978) приводит для этих видов аномоцитный тип.

Guyot (1971a) разработал для семейства зонтичных эволюционную схему устьичных типов. Эта схема отражает морфологическое сходство стоматотипов и порядок их появления в онтогенезе, она удобна для показа спектров устьиц отдельных таксонов. Однако мы не можем согласиться с тем, что она достоверно отражает эволюцию устьичных типов в семействе, так как в ее основание произвольно поставлен аномоцитный тип и распределение стоматотипов по таксонам не сопоставлено ни с системой семейства, ни с распределением других признаков, направления эволюции которых установлены более определенно.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова М. А. Классификация морфологических типов устьиц. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1585—1595. — *Никитин А. А., Панкова И. А.* Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. Л.: Наука, 1982. 768 с. — *Остроумова Т. А.* Структура эпидермы некоторых видов рода *Elaeosticta* (*Umbelliferae*). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1625—1628. — *Arora K., Grace J., Stewart G.* Epidermal features of *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev., *H. sphondylium* L. and their hybrid. — Bot. J. Lin. Soc., 1982, vol. 85, p. 169—177. — *Blasco F., Carbonnier J., Carbonnier-Jarreau M. C.* et al. Étude multidisciplinaire du genre *Vanashushava* (Wight) Mukh. et Const. — In: Ombellifères. Contrib. pluridisc. syst. Actes 2e Symp. Int. (Perpignan, 1977). Perpignan, 1978, p. 663—674. — *Cauwet-Marc A. M.* Biosystématique des espèces vivaces de *Bupleyrum* L. (*Umbelliferae*) du bassin méditerranéen occidental. Thèse, fasc. 1, 1976. 426 p. — *Cauwet-Marc A. M., Carbonnier J., Cerceau-Larrival M. T.* et al. Contribution pluridisciplinaire à la connaissance du genre *Bupleurum* L. — In: Ombellifères. Contrib. pluridisc. syst. Actes 2e Symp. Int. (Perpignan, 1977). Perpignan, 1978, p. 623—651. — *Gupta S. C., Paliwal G. S., Gupta M.* The development of stomata in vegetative and reproductive organs of *Bupleurum tenue* Buch. Ham. ex D. Don. — An. Bot., 1965, vol. 29, N 116, p. 645—654. — *Guyot M.* Les types stomatiques et la classification des Ombellifères. — C. R. Acad. Sci., Paris, 1965, t. 260, N 13, p. 373—374. — *Guyot M.* Les stomates des Ombellifères. — Bul. Soc. Bot. Fr., 1966, t. 113, N 5—6, p. 244—273. —

Guyot M. Phylogenetic and systematic value of stomata of the *Umbelliferae — Caucalideae.* — J. Lin. Soc., Bot., 1971a, vol. 64, suppl. 64, p. 199—214. — *Guyot M.* Types stomatiques et biogéographie du genre *Eryngium.* — C. R. Somm. Séanc. Soc. Biogéogr., 1971b, t. 424, N 13, p. 113—125. — *Guyot M.* Intérêt des études de phytodermologie dans la famille des Ombellifères. — In: Ombellifères. Contrib. pluridisc. syst. Actes 2e Symp. Int. (Perpignan, 1977). Perpignan, 1978, p. 133—148. — *Guyot M.* Les types stomatiques dans les espèces françaises du genre *Peucadanum* (Ombellifères). — Rev. Cytol. Biol. Vég. (Bot.), 1984, t. 7, N 1, p. 17—30. — *Guyot M., Cerceau-Larrival M. T., Carbonnier-Jarreau M. C.* et al. Corrélation entre types stomatiques et types polliniques dans la tribu des Caucalidées (Ombellifères). — Bul. Mus. Nation. Hist. Nat., Paris, 4e sér., 1980, t. 2, sect. B, N 4, p. 341—385. — *Hayward H. E.* The structure of economic plants. New York, 1938. 674 p. — *Mandenova I. P., Carbonnier-Jarreau M. C., Cauwet-Marc A. M.* et al. Contribution à l'étude du genre *Tetrataenium* (DC.) Manden., *Pastinaceae* K.-Pol. emend. Manden., *Apioideae.* — In: Ombellifères. Contrib. pluridisc. syst. Actes 2e Symp. Int. (Perpignan, 1977). Perpignan, 1978, p. 675—726. — *Metcalfe C. R., Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. Vol. 1. Oxford: Clarendon Press, 1950. 724 p. — *Reise G.* Beitrag zur Wirkung des Colchicins bei der Samenbehandlung. — Planta, 1950, vol. 38, N 3, p. 324—376. — *Shah G. L., Abraham K.* On the structure and ontogeny of stomata in some *Umbelliferae.* — Phyton (Austria), 1981, vol. 21, N 2, p. 189—202. — *Solereder H.* Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899. 948 S. — *Warning W. C.* Anatomy of the vegetative organs of the parsnip. — Bot. Gaz., 1934, vol. 96, p. 44—72.

Московский государственный
университет.

Получено 8 I 1986.

SUMMARY

Morphological stomatal types in leaves of 119 species belonging to 3 subfamilies of the *Apiaceae* family have been studied. Anomocytic, hemiparacytic, brachiparacytic, diacytic (including diallelocytic), paracytic (including parallelocytic) types were found. In the majority of cases, 2—3 stomatotypes are found on one leaf. The prevailing type has certain taxonomic importance, especially the predominance of stomata surrounded by two epidermal cells (diacytic, paracytic types and intermediate forms).

УДК 58.12 : 581.45 : 58.036

О. А. Семихатова, О. С. Юдина, Г. Д. Леина

АДАПТАЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРНОЙ ЗАВИСИМОСТИ ДЫХАНИЯ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ

O. A. SEMIKHATOVA, O. S. YUDINA, G. D. LEYINA.

ADAPTIVE CHANGES OF PLANT LEAF RESPIRATION DEPENDENCE ON TEMPERATURE

Рассмотрена литература об изменениях интенсивности и температурной зависимости дыхания в связи с адаптацией растений к новым условиям обитания. Прослежены изменения величины критической температуры, положения температурного оптимума и коэффициента Вант-Гоффа дыхания листьев у 4 видов трав в Ленинграде в течение вегетационного сезона в связи с естественными изменениями температурных условий. Показано, что адаптационные изменения теплоустойчивости дыхания проявляются у различных растений в разной степени, причем не у всех видов они могут происходить в течение онтогенеза листа. Показателем, наиболее отчетливо выявляющим адаптационные изменения дыхания, является критическая температура.

Адаптационные изменения физиологических функций растений могут определять границы ареала вида и успех таких мероприятий, как его интродукция или введение в культуру. Поэтому интерес биологов к физиологической адаптации обусловлен не только теоретическим, но и практическим значением проблемы. Внимание физиологов растений направлено в первую очередь на адаптационные изменения фотосинтеза. О дыхании в этом отношении известно мало. Показано, что в большинстве местообитаний температура является фактором, определяющим изменения его интенсивности. Но ни количественное выражение, ни зависимость этих изменений от других свойств растений не охарактеризованы сколько-нибудь подробно, отдельные сведения по данным вопросам не обобщены. Мало известно о возможности изменений температурной зависимости дыхания и о его устойчивости при смене условий произрастания растения, тогда как такие изменения фотосинтеза прочно установлены и уже развернуто изучение их механизма. Чтобы способствовать исследованию адаптации дыхания растений, мы в настоящей работе рассмотрели касающиеся его литературные сведения и результаты определений, проведенных нами с несколькими видами травянистых растений.

Литературные данные

В ранних работах по адаптационным изменениям физиологических функций растений дыхание или совсем не исследовалось, или его определения проводились только для того, чтобы объяснить изменения видимого фотосинтеза (см. обзор: Семихатова, 1960). Даже в более позднем обзоре (Berry, Björkman, 1980) дыхание не упоминается, хотя материал по его адаптационным изменениям все же накапливался. Однако если при изучении адаптационных изменений фотосинтеза характеризовали его температурную зависимость (чаще всего положение оптимума), то при изучении дыхания большинство авторов ограничивалось только констатацией изменений его интенсивности. Определения всей температурной кривой пока единичны.

Относительно изменений дыхательной способности растений (т. е. интенсивности дыхания при одной определенной температуре) известно следующее.

Она увеличивается при выращивании или выдерживании растения в условиях низкой температуры и уменьшается в результате адаптации к высокой температуре; способность к таким изменениям в разной степени выражена у различных видов растений и, по-видимому, у некоторых видов отсутствует; адаптация к высокой температуре происходит быстрее, чем к низкой, и зависит от разницы температуры, при которой произрастают сравниваемые варианты растений. Опыты с пересадкой растений выявили генетическую обусловленность адаптационных изменений дыхания ряда горных, пустынных и тундровых видов (Rook, 1969; Chabot, Billings, 1972; Pearcy, Harrison, 1974; Robertson, 1976; Doley, Yates, 1976; Kemp, Williams, 1977, и др.).

Разберем, при помощи каких методических подходов получены имеющиеся данные. Первый подход заключается в сопоставлении величины показателей температурной зависимости дыхания у растений непосредственно в местах их обитаний, резко различающихся по температурным условиям. Одним из первых этот подход осуществил O. Lange (1953) при исследовании лишайников, затем W. Larcher (1961) в работе с древесными. Для травянистых видов получены сопоставимые данные по температурной зависимости дыхания растений гор (Семихатова, 1959), пустынь (Алексеева, 1970; Захарьянц и др., 1971; Алексеева, Абдурахманов, 1975; Вознесенский, Юдина, 1983), тундр (Семихатова и др., 1976). Второй подход — выращивание растений из семян или выдерживание их в различных температурных условиях и последующее определение у всех вариантов температурной зависимости дыхания (Chatterton et al., 1970; Pearson, Hunt, 1972; McCree, 1974; Carry, Berry, 1976; Кислюк и др., 1982).

Третий, наиболее информативный подход — пересадка растений из естественных условий в фитотрон с заданными температурными условиями (Strain, Chaise, 1966; Doley, Yates, 1976; Mooney et al., 1978; Кислюк, Васьковский, 1981). В ряде работ растения брали из разных местообитаний, например с различных высот в горах (Billings et al., 1971; Higgins, Spomer, 1976; Kemp, Williams, 1977), из пустынного и берегового местообитаний (Pearcy, Harrison, 1974), или из других контрастных условий произрастания (Bourdeau, 1963; Robertson, 1976). Вариант того же подхода — выращивание растений, взятых из разных мест, в одном (Bjorkman, Holmgren, 1958; Decker, 1959; Каменцева, 1974; Фельдман и др., 1975) или нескольких (Mooney, West, 1964) различных местах и спустя некоторое время определение у них температурной зависимости дыхания.

Еще один подход — сопоставление реакции дыхания на температуру у листьев или стеблей разной генерации, возникающих в различные по температурным условиям периоды вегетации (Inamdar, Singh, 1927; Hadley, Bliss, 1964; Каменцева, 1969; Depuit, Caldwell, 1975; Kershaw et al., 1983; наши исследования, изложенные в настоящей работе).

При всех перечисленных подходах определяли разные показатели температурной зависимости дыхания. В тех работах, где измерения реакции дыхания на температуру проводили в узком диапазоне (например, 10—30°), единственным показателем, характеризующим реакцию дыхания на температуру, мог быть коэффициент Вант-Гоффа (Q_{10}). Измерения при более высокой температуре позволяли установить положение температурного оптимума дыхания. Только в тех случаях, когда при каждой температуре измерения прослеживалась динамика дыхания, были найдены величины критической для дыхания температуры (ее определение см.: Семихатова, Денько, 1960). Анализ этих показателей проведен нами ранее (Семихатова и др., 1976; см. также: Александров, 1975). Рассмотрим результаты их определений. В 18 известных нам работах приводятся (или могут быть вычислены по представленным рисункам) только величины Q_{10} дыхания растений, адаптированных к более холодным или более теплым местообитаниям. Оказалось, что из нескольких десятков определений в 50 % случаев между сравниваемыми растениями нет различий по величине температурного коэффициента дыхания, в 33 % у адаптированных к низкой температуре растений Q_{10} выше, чем у адаптированных к более теплым условиям, у 17 % — ниже. Даже по данным одного и того же исследования (например, см.: Strain, Chaise, 1966) видно, что закономерных изменений величины Q_{10} у адаптированных к разным условиям растений установить не удается. Демонстра-

тивны результаты работ с одним и тем же объектом: одни авторы нашли, что у люцерны Q_{10} дыхания больше у растений, адаптированных к теплу, другие — к холоду (см.: Pearson, Hunt, 1972). Причиной разнообразия полученных результатов, по-видимому, является не только разница в постановке опытов, но и то, что при определении величины Q_{10} встречаются с методическими трудностями. Как отношение двух величин, каждая из которых измерена с погрешностью, Q_{10} имеет большую ошибку, а изменяется лишь в узких пределах (1.5—3). Поэтому, чтобы выявить действительные изменения Q_{10}, необходимы специальный подбор проб растительного материала и соблюдение ряда условий (длительность воздействия температуры и т. д.), влияющих на его величину (см.: Семихатова и др., 1985).

Определения температурного оптимума также не прояснили картину изменений реакции дыхания на температуру при адаптации растений к определенным условиям. Так, у *Hordeum vulgare*, выращенного при более низкой температуре, был получен значительный сдвиг оптимума дыхания корней (на 5°) в сторону низких температур (Carrey, Berry, 1976), однако при выращивании *Atriplex polycarpa* в различных условиях (Chatterton et al., 1970) температурные кривые дыхания сближались в области высокой температуры. Выращивание молодых растений пшеницы в режимах 12/8° и 24/20° не привело к изменению положения температурного оптимума дыхания (Кислюк и др., 1982), но при временном выдерживании арктических *Alopecurus alpinus* и *Polemonium boreale* при температуре, значительно превышающей естественную (28/20°), наблюдался существенный сдвиг в положении оптимума дыхания листьев (Кислюк, Васьковский, 1981). Разнобой результатов по этому показателю, по-видимому, также зависит как от различной природы исследуемых растений, так и от особенностей постановки опытов.

Первым, кто использовал величину критической температуры для выяснения адаптационных изменений дыхания, был J. Kuijper (1911). Он показал, что у проростков арахиса и риса критическая температура примерно на 10° выше, чем у проростков гороха. Несколько позже было обнаружено, что критическая температура дыхания листьев *Artocarpus integrifolia* ниже в холодный период года (Inamdar, Singh, 1927). После уточнения этого показателя (Семихатова, Денько, 1960) были развернуты работы по определению его величины у растений различных ботанико-географических областей Советского Союза (работы цитированы выше). Температурную зависимость дыхания листьев растений изучали непосредственно в местах их обитания, причем как сами определения (манометрически, в динамике), так и отбор проб проводили по одинаковой методике. Зависимость величины критической температуры от температурных условий обитания объекта подтвердилась (Семихатова и др., 1976). Но поскольку в этих работах сравнивали растения разных видов, указанная закономерность прослеживалась лишь в общем: в более холодных местообитаниях критическая температура была ниже. Более строгое сопоставление растений 10 одноименных видов, произрастающих в Высокой Арктике (о. Врангеля) и в Субарктике (Хибины), подтвердило это правило (Иванова, Семихатова, 1984) и выявило только 2 исключения, когда критическая температура была одинаковой.

Из приведенного обзора видно, что адаптационные изменения температурной зависимости дыхания растений еще мало исследованы. Данные о них приходится выбирать из работ, посвященных другому процессу (фотосинтезу). В специальных исследованиях используются показатели, величины которых зависят от условий проведения опыта, а эти условия в разных работах различны. Неизвестно, сопоставимы ли результаты определений различных показателей. Очень мало сведений о том, как связана возможность адаптации дыхания с изменениями других процессов жизнедеятельности, в частности роста. Очевидно, что дальнейшие исследования необходимы. Новые данные по перечисленным вопросам получены нами при изучении изменений реакции дыхания на температуру в течение вегетационного периода.

Материал и методы

В качестве объектов были выбраны 4 вида растений, дающих в течение вегетационного периода несколько генераций побегов или листьев. *Cardamine pratensis* L. и *Ranunculus acris* L. произрастали в парке Ботанического интитута АН СССР (Ленинград), *Oxyria digyna* (L.) Hill и *Primula elatior* (L.) Hill выращивали там же в питомнике. Работу проводили во время вегетационных сезонов 1980—1982 гг., в течение которых регистрировали температуру поверхностного слоя почвы (рис. 1).

В каждую фазу развития растений (иногда несколько раз) манометрическим методом определяли дыхательную способность и зависимость дыхания от температуры в диапазоне от 20 до 50 °С. При каждой температуре прослеживали динамику дыхания, для чего отсчет показаний манометров проводили каждые 15—30 мин в течение 2—2.5 ч. Дыхательную способность определяли при температуре 20 °С, близкой к средней за период вегетации. Данные рассчитывали на единицу сырой массы листьев. Контрольные взвешивания свидетельствовали о том, что в течение экспозиции листья не теряли влагу. Полученные результаты подвергали математической обработке по программе «Полимакс» (Кислюк, Шейнина, 1985). Анализируя динамику дыхания во время действия температуры, находили величину критической температуры. По данным, полученным при экспозиции 120 мин, строили температурные кривые, чтобы выявить положение зоны оптимума, и вычисляли величину температурного коэффициента. У листьев *Ranunculus acris* определяли также показатель, ранее не рассматривавшийся другими авторами, а именно дозу температурных воздействий, вызывающую резкую стимуляцию газообмена при нарушении структуры клетки (Семихатова и др., 1985).

Результаты

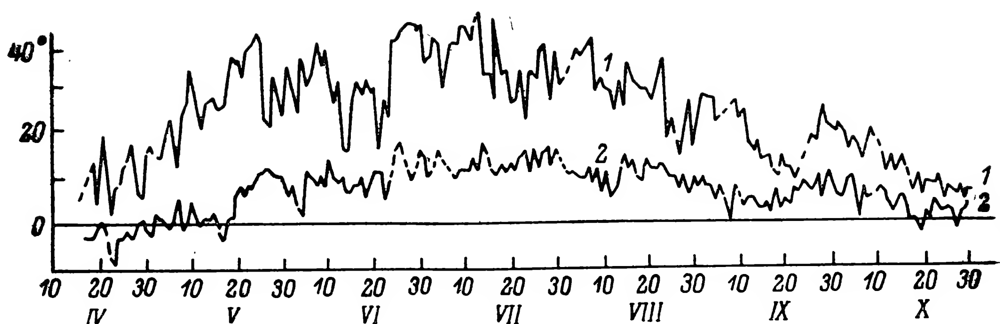
Изменения дыхательной способности листьев травянистых растений в течение сезона вегетации изучены многими авторами, начиная с F. Kidd и др. (1921). Однако характер этих изменений у исследованных нами растений более сложен из-за смены генераций листьев. В апреле у *C. pratensis* дыхание зимовавших листьев несколько ниже, чем молодых растущих, а у *P. elatior* — ниже, чем дыхание тех же листьев несколько позднее, когда они возобновляют рост (рис. 2, *B*; 3, *B*). По мере развития растений дыхательная способность у обоих видов постепенно падает. В сентябре у *C. pratensis* дыхательная способность розеточных листьев, развившихся весной, значительно ниже, чем у молодых, появившихся в конце лета. Заморозок 11 X 1982 вызвал стимуляцию дыхания у молодых листьев. Это, по-видимому, представляет собой проявление общей закономерности реакции дыхания на низкую температуру.

У *Primula elatior* листья, появившиеся в конце июля, в сентябре еще росли и имели такую же дыхательную способность, какая была у листьев соответствующего возраста предыдущей генерации. Заморозок и у этого вида вызвал стимуляцию дыхания (рис. 3, *B*), хотя и менее выраженную.

У *Ranunculus acris* дыхательную способность определяли у листьев побегов, развившихся весной в начале вегетации и у появившихся летом после скашивания травостоя. В фазу цветения — начало июня у первых и 20-е числа сентября у вторых — дыхание было одинаковым (200 мкл $O_2 \cdot г^{-1}$ сыр. массы$\cdot ч^{-1}$), несмотря на разные температурные условия развития побегов.

Сложные изменения дыхательной способности наблюдались у *Oxyria digyna*: дыхание снижается от начала вегетации к фазе бутонизации и затем в течение всего периода, когда развивается цветонос и на нем появляются бутоны и цветки, сохраняется на постоянном уровне (рис. 4, *B*). Когда на верхней части цветоноса начинается созревание семян, дыхательная способность падает. Такой же относительно низкий уровень (250 мкл $O_2 \cdot г^{-1}$ сыр. массы$\cdot ч^{-1}$) наблюдается и у листьев нового побега, когда они достигают того же размера.

Наиболее четкие данные о сезонных изменениях температурной зависимости дыхания были получены для *Primula elatior*. Они выявляются как по положению температурного оптимума дыхания, так и по величине критической температуры. На протяжении вегетационного периода изменяется и форма температурной кривой. У растущих листьев весной, как и у листьев летней гене-



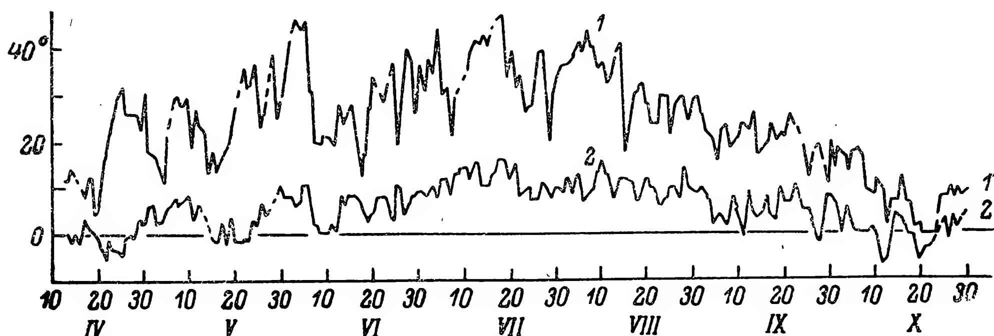


Рис. 1. Изменения максимальной (*1*) и минимальной (*2*) температуры почвы в течение вегетационного сезона в Ленинграде.

рации в августе, она имеет необычную форму с растянутой зоной оптимальных температур. Если брать в качестве условной точки оптимума ту температуру, до которой длится плато, то в течение мая она равна 42°, а в более поздние сроки вегетации составляет 45°. У новых летних листьев (рис. 3, *Б*), имеющих такую же форму температурной кривой дыхания, как у молодых весенних листьев, зона оптимума доходит также до 45°, т. е. до величины, наблюдаемой у взрослых листьев. Достоверность этих различий доказывается с помощью математической обработки соответствующих кривых. Температурные кривые интенсивности дыхания листьев в весенний и летний периоды исследовали методом полиномиальной регрессии по программе для ЭВМ «Полимакс» (авторы Г. А. Шейнина и А. Б. Шейнин). Наилучшим приближением для обеих кривых оказались полиномы 5-й степени (множественные коэффициенты корреляции 0.985). Значения температур оптимумов и их стандартных ошибок составляют 24 IV 1982 (весенние листья) 42.0±0.3°, 30 VI 1982 — 44.4±0.2°. Сопоставление положений оптимумов показывает, что их различие реально с достоверностью более чем 0.98.

Интересные изменения дыхания происходят у *P. elatior* в ранневесеннее время. Сразу после того, как сошел снег (16 IV 1982), при еще низкой температуре воздуха (+2°) зимовавшие листья имеют температурную кривую обычной формы с положением оптимума при 45° (рис. 3, *Б*). Но уже через 10 дн форма температурной кривой изменяется на характерную для растущих листьев. По-видимому, 16 IV 1982 ростовые процессы в зимовавших листьях подавлены низкой температурой воздуха и почвы, а при повышении температуры среды дыхательная способность увеличилась в связи с началом роста (листья, имеющие в апреле длину 5 см, дорастают до 12 см). Величина критической температуры у зимовавших листьев в апреле составляла 43° (рис. 3, *А*), затем упала до 40° и держалась на этом уровне до тех пор, пока листья росли и имели высокую дыхательную способность. Одновременно со снижением дыхательной способности (рис. 3, *В*) происходило увеличение теплоустойчивости дыхания

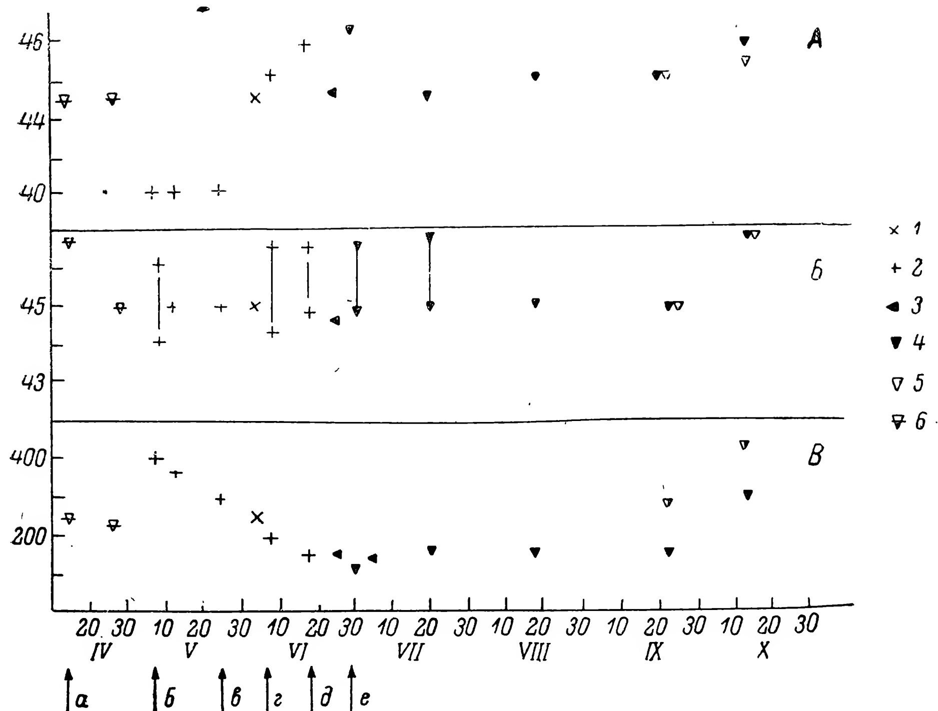


Рис. 2. Изменения критической температуры дыхания (*А*), температурного оптимума (*Б*) и дыхательной способности, измеренной при 20° (*В*), у листьев *Cardamine pratensis* L. в течение вегетации.

На осях абсцисс — календарные даты; по оси ординат *А* и *Б* — температура (°C), *В* — интенсивность дыхания (мкл $O_2 \cdot г^{-1}$ сыр. массы·$ч^{-1}$). *а* — начало вегетации, *б* — фаза бутонизации, *в* — начало цветения, *г* — массовое цветение, *д* — конец цветения, *е* — начало роста розеточных листьев весенней генерации. *1*, *2* — стеблевые листья, *1* — определения 1981 г., *2* — 1982 г.; *3*, *4* — листья розетки, образовавшейся весной; *3* — определения 1981 г., *4* — 1982 г.; *5* — листья розетки, образовавшейся осенью; *6* — они же после перезимовки. Вертикальные линии, соединяющие значки (рис. 2, *Б*; 3, *Б*; 4, *Б*), обозначают зоны температурного оптимума.

(рис. 3, *А*, *Б*). В 1981 г. в связи с более поздним таянием снега и более низкой температурой (рис. 1) дыхательная способность листьев дольше держалась на высоком уровне и дольше сохранялась сниженная (40°) критическая температура (рис. 3, *А*).

В июле—августе у *P. elatior* происходит образование новых листьев. В начале сентября они еще растут и имеют более высокую дыхательную способность. Тем не менее величина критической температуры у них равна 46°, т. е. значительно выше, чем у растущих листьев весной. Осенью 1980 г. было трижды проведено одновременное определение температурной зависимости дыхания листьев, появившихся летом, еще молодых, растущих, и старых листьев, выросших весной. Критическая температура дыхания у тех и других была одинаковой. Эти факты свидетельствуют о более высокой теплоустойчивости листьев, образовавшихся в течение лета при более высокой температуре, по сравнению с листьями весенней генерации. Интересно, что ранней весной (до начала роста) критическая температура оказывается высокой (рис. 3, *А*). По-видимому, на ее уровень влияет холодовая закалка, повышающая как холодо-, так и теплоустойчивость.

Хотя различия в критической температуре весной (май) и летом достаточно велики (40 и 46°), мы подвергли полученные данные математическому анализу. Методом полиномиальной регрессии исследовали падение дыхания во времени под действием высокой температуры, поскольку чем больше скорость падения, тем, естественно, ниже критическая температура. Сопоставляли динамику дыхания растущих (25—26 V), полностью сформировавшихся (16 VI) и листьев летней генерации, продолжающих расти (24 IX 1982). Были рассчитаны первые производные, описывающие скорости падения дыхания, а также их ошибки. Попарное сопоставление по критерию Стьюдента дыхания при экс-

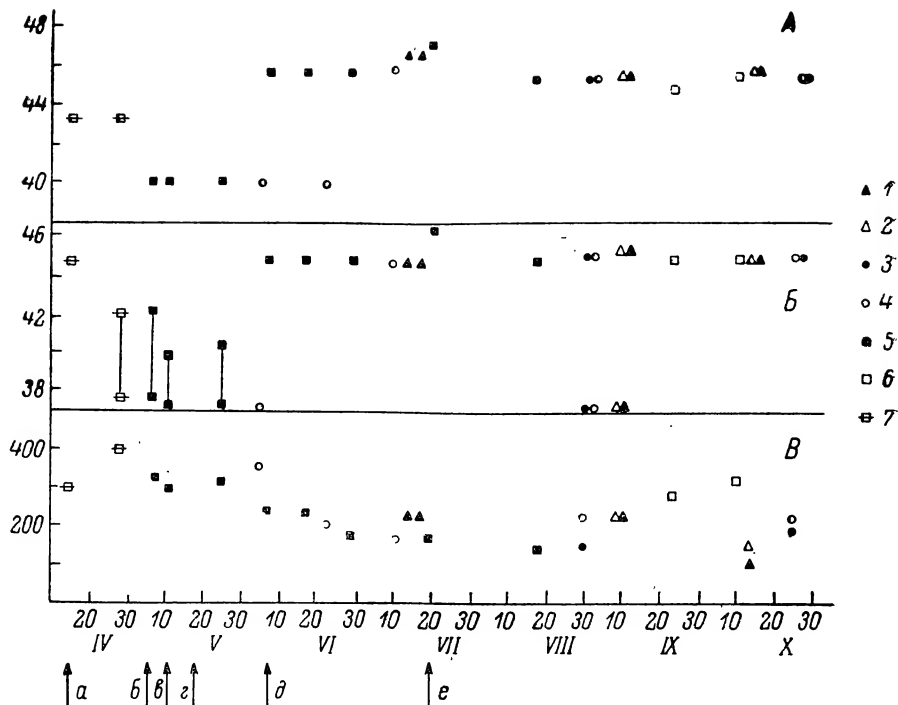


Рис. 3. Сезонные изменения критической температуры дыхания (*А*), температурного оптимума (*Б*) дыхательной способности, измеренной при 20° (*В*), у листьев *Primula elatior* (L.) Hill.

На осях — то же, что на рис. 2. *а*—*г* — как на рис. 2, *д* — плодоношение, *е* — появление новых листьев. *1*, *3*, *5* — листья, развернувшиеся весной; *2*, *4*, *6* — образовавшиеся осенью; *7* — они же после перезимовки; *1*, *2* — определения 1980 г.; *3*, *4* — 1981 г.; *5*, *6* — 1982 г.

позиции 60 мин показало, что динамика дыхания 16 VI и 24 IX 1982 г. одинакова, а у майских листьев скорость падения дыхания больше с достоверностью, превышающей 0.95. Следовательно, величина критической температуры также достоверно различается — весной она ниже, чем летом и осенью.

Таким образом, для *P. elatior* можно считать доказанным, что в течение вегетационного сезона у листьев одного и того же растения происходят изменения в реакции дыхания на температуру: как величина критической температуры, так и положение оптимума в теплый период смещаются в область более высокой температуры. При этом высокая теплоустойчивость дыхания в летнее время характерна как для закончивших рост, так и растущих листьев.

У *Cardamine pratensis* измеряли дыхание стеблевых и розеточных листьев. У первых критическая температура до цветения была значительно ниже, чем в период массового цветения: в мае она равнялась 40°, а в первых числах июня достигла 48°. Определения, проведенные в разные годы, подтвердили эти различия (рис. 2, *А*). У розеточных листьев с июня по сентябрь критическая температура дыхания равна 45—46°. Эта же величина получена и 23 IX 1982 для молодых розеточных листьев, еще растущих, начавшихся разворачиваться в августе. Что же касается оптимальной для дыхания температуры, то в мае она равна 45°, в июне достигает 47°, однако четкого положения оптимума на ряде кривых в этот период не получено — зона оптимума занимает несколько градусов.

Опыты с *C. pratensis* показывают, что у розеточных листьев теплоустойчивость дыхания не меняется, а у стеблевых она увеличивается от весны к лету.

У *Oxyria digyna* в течение вегетационного периода последовательно образуется несколько побегов. Мы сравнивали температурную зависимость дыхания листьев, достигших одного и того же (близкого к максимальному) размера, но выросших в разное время сезона. Оказалось, что у листьев весенней генерации критическая температура дыхания равна 39—40°, а у летней достигла 43° (рис. 4, *А*). Разница реальна с достоверностью 0.95. Измерения показы-

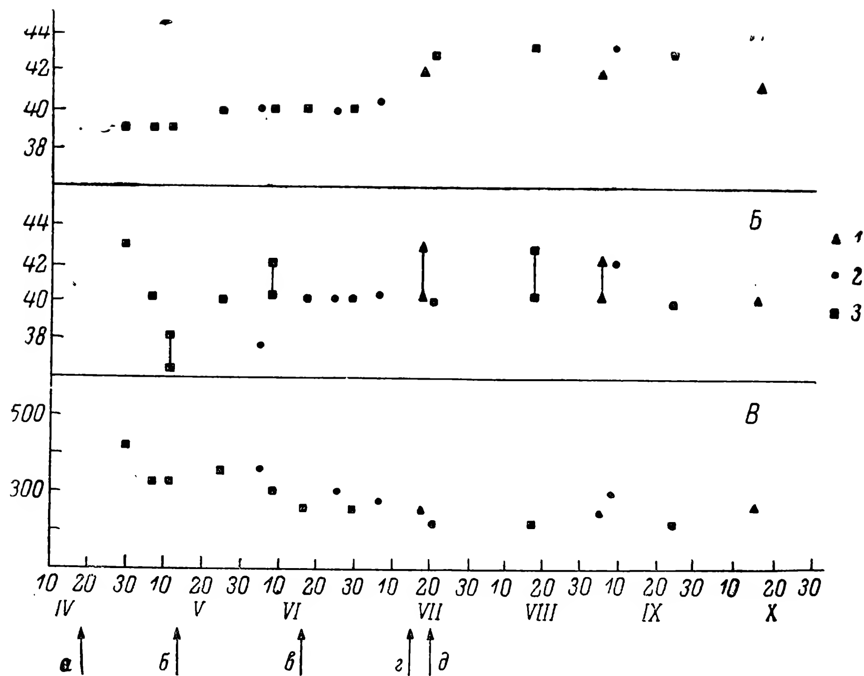


Рис. 4. Сезонные изменения критической температуры дыхания (*А*), температурного оптимума (*Б*) и дыхательной способности, измеренной при 20° (*В*), у листьев *Oxyria digyna* (L.) Hill.

На осях — то же, что на рис. 2. *а* — начало вегетации; *б* — бутонизация; *в* — массовое цветение; *г* — появление листьев из почек, заложенных в этом сезоне; *д* — плодоношение. *1* — определения 1980 г., *2* — 1981 г., *3* — 1982 г.

вают, что у *O. digyna* на протяжении жизни листа величина критической температуры дыхания не изменяется под влиянием изменений температурных условий среды, а определяется температурой, при которой лист формируется.

Закономерных изменений оптимальной температуры в течение сезона обнаружить не удалось. Положение оптимума в летние месяцы колеблется между 40 и 42°. В ряде опытов была получена не точка, а зона оптимума от 40 до 42° (рис. 4).

У *Ranunculus acris* с первых чисел мая до июля (конца массового цветения) критическая температура дыхания стеблевых листьев равнялась 46°, в июле, августе и сентябре достигала 47°. На температурной кривой дыхания с июля обнаруживается более широкая зона оптимума, 35—40°, по сравнению с 35—37° весной. В мае—августе для опыта брали выросшие весной листья в разные фазы развития растения, а в сентябре — листья летней генерации. Таким образом, изменения критической температуры и положение оптимума у этого вида слабо выражены.

R. acris принадлежит к растениям, у которых нарушение структуры клеток вызывает резкое усиление поглощения кислорода (Семихатова и др., 1985; Шаркова и др., 1985), что можно использовать как показатель глубокого повреждения (смерти) клеток. Определяя дозу температурного воздействия, вызывающую появление этого признака, можно оценить теплоустойчивость клеток. Из рис. 5 видно, что резкое усиление поглощения кислорода 16 VI 1982 происходило после 45-минутного воздействия температуры 47°, а 17 VIII 1982 при этой экспозиции наблюдалось лишь плавное увеличение газообмена, вспышку газообмена вызывала только температура 48°. Следовательно, теплоустойчивость клеток листьев *R. acris* в августе выше, чем в июне, хотя и по этому показателю ее изменения невелики.

У изученных растений были вычислены также коэффициенты Вант-Гоффа (Q_{10}) в разные сроки вегетации. Их величины в различных диапазонах температуры соответствуют установленным ранее (Джеймс, 1956). Наблюдаемое

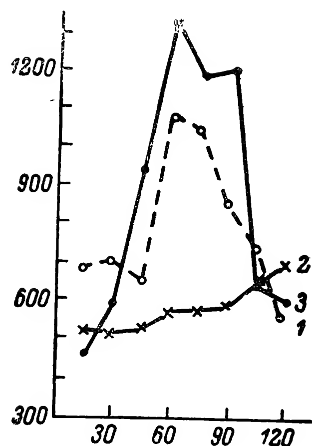


Рис. 5. Поглощение кислорода листьями *Ranunculus acris* при температуре 47° (*1*, *2*) и 48° (*3*) в разное время сезона.

На оси абсцисс — продолжительность действия температуры (мин), на оси ординат — поглощение кислорода (мкл·$г^{-1}$ сыр. массы·$ч^{-1}$).

у *R. acris* отсутствие понижения величины Q_{10} при повышении температуры измерения объясняется усилением поглощения кислорода, происходящим при повреждении клеток (рис. 5). Никаких закономерных различий в величине Q_{10} в те сроки, при которых теплоустойчивость дыхания листьев различалась, не обнаружено. Поэтому из наших определений вытекает тот же вывод, что и из анализа литературы, а именно: установить изменения реакции дыхания на температуру по этому показателю при обычной технике экологического эксперимента не удается.

Итак, у ряда растений мы наблюдали сдвиг теплоустойчивости дыхания в течение вегетационного периода. Подобные результаты были получены ранее И. Е. Каменцевой (1969) на *Pulmonaria obscura*. Однако E. J. Depuit и M. M. Caldwell (1975) у *Agropyron* sp. не нашли в течение сезона с резко меняющейся температурой воздуха никаких изменений в реакции дыхания на температуру. Не обнаружили их у *Cladonia stellaria* K. A. Kershaw и соавторы (1983).

В нашей работе более низкие величины теплоустойчивости дыхания листьев весной могли быть следствием более низкой температуры окружающей среды или результатом роста всего растения и самих листьев. В пользу второй причины могут свидетельствовать следующие факты: 1) подъем теплоустойчивости дыхания растений разных видов происходит в разные календарные сроки; 2) в начале апреля, когда при низкой температуре рост растений еще не начинается, теплоустойчивость дыхания достигает больших величин (у *Primula elatior* и *Cardamine pratensis*). Возможно, однако, что высокая теплоустойчивость ранней весной вызвана холодовой закалкой зимовавших листьев. Различный срок летнего подъема теплоустойчивости может быть связан с разной чувствительностью к температуре исследованных растений. Аргументом против объяснения низкой теплоустойчивости дыхания весной состоянием роста листьев служит равенство величин критической температуры (и положения оптимума) летом у молодых растущих листьев и весенних, полностью закончивших рост листьев *Cardamine pratensis* и *Primula elatior*. Следовательно, наблюдавшиеся при естественном произрастании растений сдвиги теплоустойчивости дыхания в течение вегетационного периода представляют собой реакцию на повышение температуры среды. Срок изменения теплоустойчивости дыхания наиболее четко установлен у *P. elatior*, *C. pratensis* и *O. digyna*. У первых двух видов это последняя декада мая (1982 г.), когда максимальная температура воздуха постепенно увеличивалась. Достигнутый высокий уровень теплоустойчивости держался затем в течение всего лета. У *Oxyria digyna* теплоустойчивость дыхания повысилась позднее — в конце июня. По-видимому, происшедшие изменения носят адаптивный характер.

Заключение

Приведенные в литературе факты свидетельствуют о том, что температурная зависимость дыхания, так же как фотосинтеза, изменяется в соответствии с температурными условиями среды. По-видимому, эти изменения имеют адаптивный характер. Данные настоящей работы подтверждают этот вывод.

Наиболее отчетливо выявляют изменения реакции дыхания на температуру определения величины критической температуры. Сдвиги в положении оптимума труднее уловимы, и их объяснение более сложно. Закономерных изменений температурного коэффициента дыхания установить не удается.

Виды растений различаются по способности к адаптационным сдвигам температурной зависимости дыхания. Судя по результатам, полученным в опытах, теплоустойчивость дыхания у *Cardamine pratensis* и *Primula elatior* изменяется в онтогенезе листа, у *Oxyria digyna* она остается на постоянном уровне.

Более низкая теплоустойчивость дыхания листьев весной не связана с ростовыми процессами: выявлены случаи равенства теплоустойчивости растущих и закончивших рост листьев.

В отличие от результатов многих опытов по акклимации наши данные не выявили более низкой интенсивности дыхания у листьев, образовавшихся в более теплый период сезона. В ряде случаев происходило увеличение теплоустойчивости дыхания, а интенсивность его не изменялась. По-видимому, изменения интенсивности дыхания и его теплоустойчивость не сопряжены.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 329 с. — *Алексеева Л. Н.* Критические температуры дыхания у некоторых видов растений Юго-Западного Кызылкума. — В кн.: Структурные и функциональные особенности полезных дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1970, с. 121—135. — *Алексеева Л. Н., Абдурахманов А.* Критические температуры дыхания пустынных видов эфемеров и однолетних солянок. — Узб. биол. журн., 1975, № 4, с. 20—23. — *Вовнесенский В. Л., Юдина О. С.* Температурная зависимость дыхания длительно вегетирующих растений пустыни Каракумы. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1550—1556. — *Джеймс В.* Дыхание растений. — М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 439 с. — *Захарьянц И. Л., Наабер Л. Х., Фазылова С.*, и др. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызыл-Кума. Ташкент: Фан, 1971. 262 с. — *Иванова Т. И., Семихатова О. А.* Дыхание арктических растений и его адаптивные особенности. — В кн.: Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Таллин, 1984, с. 59—64. — *Каменцева И. Е.* Теплоустойчивость фотосинтеза и дыхания весенних и летних листьев *Pulmonaria obscura* Dumort. — ДАН СССР, 1969, т. 186, № 4, с. 968—970. — *Каменцева И. Е.* Теплоустойчивость некоторых функций клеток листа эфемероидных и длительно вегетирующих видов *Allium*. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 12, с. 1669—1675. — *Кислюк И. М., Васьковский М. Д.* Реакция растений арктической тундры на повышение температуры в экспериментальных условиях. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 12, с. 1710—1720. — *Кислюк И. М., Александров В. Я., Шухтина Г. Г.* Модификационные адаптации к температуре среды различных клеточных функций водорослей и высших растений. — Цитология, 1982, т. 24, № 4, с. 418—429. — *Кислюк И. М., Шейнина Г. А.* Исследование фотосинтеза травянистых растений Арктики и таежной зоны (с применением полиноминальной регрессии). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 2, с. 169—179. — *Семихатова О. А.* О температурной зависимости дыхания высокогорных растений Восточного Памира. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 4, 1959, вып. 13, с. 91—112. — *Семихатова О. А.* Последействие температуры на фотосинтез. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 10, с. 1488—1501. — *Семихатова О. А., Денько Е. И.* О воздействии температуры на дыхание листьев растений. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 4, 1960, вып. 14, с. 112—137. — *Семихатова О. А., Иванова Т. И., Леина Г. Д., Васьковский М. Д.* Воздействие температуры на дыхание растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 6, с. 848—858. — *Семихатова О. А., Леина Г. Д., Юдина О. С., Иванова Т. И.* Реакция темнового газообмена листьев на высокую температуру. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 6, с. 815—826. — *Фельдман Н. Л., Агапова Н. Д., Каменцева И. Е., Шухтина Г. Г.* Теплоустойчивость разных клеточных функций листьев и лепестков в роде *Ornithogalum*. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 3, с. 356—363. — *Шаркова В. Е., Семихатова О. А., Васильев А. Е.* Роль фенольных соединений в экстра-поглощении O_2 листьями растений при повреждающей высокой температуре. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 5, с. 588—596. — *Berry J., Björkman O.* Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. — An. Rev. Plant Physiol., 1980, vol. 31, p. 491—543. — *Billings W. D., Godfrey P. J., Chabot B. F., Bourque D. P.* Metaboluc acclimation to temperature in arctic and alpine ecotypes of *Oxyria digyna*. — Arc. Alp. Res., 1971, vol. 3, N 4, p. 277—289. — *Björkman O., Holmgren P.* Preliminary observations on anthocyanins and other flavonoid compounds and respiration rates in different ecotypes of *Solidago virgaurea*. — Physiol. Plant., 1958, vol. 11, N 1, p. 154—157. — *Bourdeau P. F.* Photosynthesis and respiration of *Pinus strobus* L. seedlings in relation to provenance and treatment. — Ecology, 1963, vol. 49, N 4, p. 710—716. — *Carrey R., Berry J.* Effects of temperature on respiration and uptake of Rb^+ ion by roots of barley and corn. — Carnegie Inst. Year Book, 1976, vol. 75, p. 433—437. — *Chabot B. F., Billings W. D.* Origins and ecology of the Sierran alpine flora and vegetation. — Ecol. Monogr., 1972, vol. 42, N 2, p. 169—199. — *Chatterton N. J., McKell C. M., Strain B. R.* Intraspecific differences in temperature—induced respiratory acclimation of desert saltbush. — Ecology, 1970, vol. 51, N 3, p. 545—547. — *Decker J. P.* Some effects of temperature and carbon dioxide concentration on photosynthesis of *Mimulus*. — Plant Physiol., 1959, vol. 34, N 2, p. 103—106. — *Depuit E. J., Caldwell M. H.* Gas exchange of three cool semi-desert species in relation to temperature and water stress. — J. Ecol., 1975, vol. 63, N 3, p. 835—858. — *Doley D., Yates D. J.* Gas exchange of Mitchell grass (*Astrebia lappacea* (Lindl.) Domin) in relation to irradiance, carbon dioxide supply, leaf temperature and temperature

history. — Austr. J. Plant Physiol., 1976, vol. 3, N 4, p. 471—487. — *Hadley E. B.*, *Bliss L. C.* Energy relationship of alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire. — Ecol. Monogr., 1964, vol. 34, p. 331—357. — *Higgins P. D.*, *Spomer G. G.* Soil temperature effects on root respiration and the ecology of alpine and subalpine plants. — Bot. Gaz., 1976, vol. 137, N 2, p. 110—120. — *Inamdar R. S.*, *Singh B. N.* Studies in the respiration of tropical plants. I. Seasonal variations in aerobic and anaerobic respiration in the leaves of *Artocarpus integrifolia.* — J. Indian Bot. Soc., 1927, vol. 6, N 3—4, p. 133—212. — *Kemp P. R.*, *Williams G. J.* Temperature relations of gas exchange in altitudinal populations of *Taraxacum officinale.* — Canad. J. Bot., 1977, vol. 55, N 19, p. 2496—2502. — *Kershaw K. A.*, *MacFarlane J. D.*, *Webber M. R.*, *Fovargue A.* Phenotypic differences in the seasonal pattern of net photosynthesis in *Cladonia stellaris.* — Canad. J. Bot., 1983, vol. 61, N 8, p. 2169—2180. — *Kidd F.*, *West C.*, *Briggs G. E.* A quantitative analysis of the growth of *Helianthus annuus.* — Proc. Roy. Soc., London, Ser. B, 1921, vol. 92, N 648, p. 368—384. — *Kuijper J.* Einige weiteren Versuche über den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. — Annal. Jardin Bot. Buitenzorg, 2e série, 1911, vol. 9, p. 45—54. — *Lange O. L.* Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. — Flora, 1953, Bd 140, Hf. 1, S. 39—97. — *Larcher W.* Jahresgang des Assimilations- und Respirationsvermögens von *Olea europaea* L. spp. *sativa* Hoff et Link, *Quercus ilex* L. und *Quercus pubescens* Willd. aus dem nordlichen Gardaseegebiet. — Planta, 1961, Bd 56, N 5, S. 575—606. — *McCree K. J.* Equations for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum as functions of dry weight, photosynthetic rate and temperature. — Crop Sci., 1974, vol. 14, p. 509—514. — *Mooney H. A.*, *West M.* Photosynthesis acclimation of plants of divers origin. — Amer. J. Bot., 1964, vol. 51, N 8, p. 825—827. — *Mooney H. A.*, *Bjorkman O.*, *Collotz J.* Photosynthetic acclimation to temperature in the desert shrub *Larrea divaricata.* I. Carbon dioxide exchange characteristics of intact leaves. — Plant Physiol., 1978, vol. 61, N 3, p. 406—410. — *Pearcy R. W.*, *Harrison A. T.* Comparative photosynthetic and respiratory gas exchange characteristics of *Atriplex lentiformis* (Torr.) Wats. in coastal and desert habitats. — Ecology, 1974, vol. 55, p. 1104—1111. — *Pearson C. J.*, *Hunt L. A.* Effects of pretreatment temperature on carbon dioxide exchange in alfalfa. — Canad. J. Bot., 1972, vol. 50, N 9, p. 1925—1930. — *Robertson Ph. A.* Photosynthetic and respiratory responses of natural populations of *Koeleria cristata* in three environmental regimes. — Bot. Gaz., 1976, vol. 137, N 1, p. 94—98. — *Rook D. A.* The influence of growing temperature on photosynthesis and respiration of *Pinus radiata* seedlings. — New Zeal. J. Bot., 1969, vol. 7, N 1, p. 43—55. — *Strain B. R.*, *Chase V. C.* Effect of past and prevailing temperatures on the carbon dioxide exchange capacities of some woody desert perennials. — Ecology, 1966, vol. 47, p. 1043—1045.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 V 1986.

SUMMARY

Published information on the changes in the intensity of respiration and its temperature dependance in connection with adaptation of plants to new environmental conditions are regarded. The changes in the value of critical temperature, the optimal temperature position and the value of Vant-Goff coefficient of leaf respiration in herbaceous species of Leningrad during vegetative season are determined in connection with natural alterations of temperature conditions. Adaptive changes in thermostability of respiration are revealed in various plants to the different extent, however, these changes occur in the leaf ontogeny not in all species. Critical temperature is the most convincing indicator of the adaptive changes of respiration.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.

А. И. Моисеева, С. И. Генкал

О ПРЕСНОВОДНЫХ ВИДАХ РОДА *PARALIA* (*BACILLARIOPHYTA*)

A. I. MOYISEEVA, S. I. GENKAL. ON FRESH WATER SPECIES OF THE GENUS *PARALIA* (*BACILLARIOPHYTA*)

Проведена ревизия систематического положения некоторых пресноводных видов рода *Melosira* s. l., обоснована принадлежность их к роду *Paralia*, установлены 2 новые комбинации.

Среди диатомовых водорослей один из наиболее богатых по числу видов и внутривидовых таксонов род *Melosira* Ag. s. l. в большинстве сводок и монографий до последнего времени рассматривался в объеме, предложенном F. Hustedt (1930).

Однако исследования в основном последнего десятилетия довольно отчетливо показали искусственность этого рода, в который включены совершенно различные по морфологии виды с разной направленностью эволюционного развития (Ross, Sims, 1973; Crawford, 1979, 1980, 1981; Kaczmarska, Kilarski, 1979; Simonsen, 1979; Моисеева, 1981, 1986; Глезер, 1984).

Проводимое нами с начала 70-х годов всестороннее изучение обширного палеонтологического материала по пресноводным видам рода *Melosira* s. l. из кайнозойских отложений СССР и анализ отечественных и зарубежных данных привели к выводу о принадлежности этих видов к 3 самостоятельным родам: *Paralia* Heib., *Aulacosira* Thw., *Melosira* Ag. s. str. В 1979 г. R. Simonsen (1979) восстановил род *Aulacosira* Thw. для четко ограниченной группы пресноводных видов из рода *Melosira* Ag. s. l. и опубликовал свыше 50 новых видовых и внутривидовых комбинаций.

Имеющиеся в настоящее время довольно многочисленные данные по морфологии панциря и створок различных видов рода *Melosira* s. l., полученные с помощью электронной микроскопии, в значительной степени подтвердили результаты ревизии систематического положения пресноводных видов этого рода и, в частности, необходимость перевода некоторых из них в род *Paralia* (Моисеева, 1981, 1986).

Проведенное изучение многочисленных палеонтологических коллекций из неогеновых континентальных отложений Дальнего Востока и Забайкалья, а также проб современного фитопланктона из оз. Хубсугул в Монгольской народной республике (МНР) [1] дало дополнительные сведения по морфологии пресноводных видов рода *Paralia* и обоснованию их систематического положения. Результаты этих исследований и послужили материалом для настоящей статьи.

Относительно древний и преимущественно морской род *Paralia*, первые представители которого известны с позднего мела, включал до недавнего времени только 2 вида: *P. sulcata* (Elr.) Cl. и *P. ornata* Grun. Однако монографи-

[1] Считаем приятным долгом поблагодарить Г. Ф. Загоренко за предоставление в наше распоряжение проб фитопланктона из оз. Хубсугул.

ческое изучение морских видов *Melosira* sensu Hustedt (1930) позволило пополнить объем рода *Paralia* еще 6 новыми таксонами из числа морских представителей (Andrews, 1976; Глезер, 1984).

Из пресноводных видов к роду *Paralia* на основе сходства в строении панциря, структуры лицевой части створки, особенностей соединения клеток в колонии и других признаков предлагалось относить 2 вида: *P. arenaria* (Moore) Moiss. и *P. scabrosa* (Oestr.) Moiss. (Моисеева, 1981). Однако последующие исследования несколько изменили эти представления в отношении *P. scabrosa*.

Сомнения по поводу таксономической самостоятельности базионима этого вида — *Melosira scabrosa* Oestr. — впервые достаточно обоснованно высказал G. Evans (1964) при знакомстве с оригинальными коллекциями J. Brun и E. Oestrup и по результатам собственных исследований видов рода *Melosira* s. l. из позднеледниковых и раннепослеледниковых озерных отложений Англии. Он указал на очень большое сходство в морфологии створки описанного E. Oestrup нового вида и ранее известного *M. teres* Brun. О возможной идентичности этих видов упоминал и сам автор вида *M. scabrosa* при его первоописании (Oestrup, 1909).

Изучение проб фитопланктона оз. Хубсугул, расположенного в северо-западной части МНР, т. е. в районе, откуда впервые был описан вид *M. scabrosa*, а также коллекций многочисленных образцов из миоценовых отложений сопредельных регионов — джилиндинской свиты Забайкалья и надеждинской, усть-суйфунской, кизинской свит Приморского края — убедило нас в правомерности сомнений, высказанных обоими вышеупомянутыми авторами. Эти исследования, на наш взгляд, свидетельствуют о таксономической самостоятельности в роде *Paralia* 3 пресноводных видов: *P. teres* (Brun) Genkal et Moiss., *P. arenaria* (Moore) Moiss., *P. kochii* (Pant.) Moiss.

Paralia teres (Brun) Genkal et Moiss. comb. nov. (basionym: *Melosira teres* Brun in A. Schmidt, 1874—1959, Atlas, tab. 179 (1892),[2] fig. 13, 14; Evans, 1964, p. 415, fig. 1c; Crawford, 1979, p. 124; tab. 4, fig. 19, 20; 1980, tab. 2, fig. 9, 11, 12, tab. 3, fig. 13). — *Melosira scabrosa* Oestrup, 1909, p. 93, tab. 2, fig. 20. — *M. arenaria* var. *baicalensis* Skvortzow, 1937, p. 304, tab. 1, fig. 15, 23, 28. — *Paralia scabrosa* (Oestr.) Moiss., Моисеева, 1981, с. 125; 1986, с. 70. — *M. arenaria* f. *teres* (Brun) Tynni, 1982, p. 30, tab. 12, fig. 7.

Первое известное в литературе изображение *M. teres* (Schmidt, 1874—1959) не сопровождалось описанием вида. Такое описание было дано только в 1964 г., но по оригинальному слайду из коллекции Brun (Evans, 1964). Оно во всех основных деталях полностью совпадает с кратким видовым диагнозом, данным позднее Oestrup (1909) для *M. scabrosa*, и с последующими описаниями этого вида, известными в литературе. Лишь несколько необычно выглядит у *M. teres* в положении с пояска большая разница в толщине стенки створки близ лицевой ее поверхности и у края загиба, показанная на одном из рисунков в «Атласе» (Schmidt, 1874—1959, Atlas, tab. 179, fig. 14).

Изучение в световом и сканирующем электронном микроскопах многочисленных панцирей и створок *Paralia teres* из фитопланктона оз. Хубсугул показало полное совпадение их морфологических особенностей и размерных величин с известными для видов *M. teres* и *M. scabrosa*. Подтвердился способ соединения клеток в колонии, отмеченный G. Crawford (1979) для *M. teres* и наблюдаемый у ряда морских представителей рода *Paralia* Heib. Здесь также существуют 2 типа створок, названные Crawford (1979) «рельефными» и «вырезанными». У первых в краевой зоне диска имеются короткие ребра, 4—6 в 10 мкм, длиной примерно в 1/3 радиуса створки (табл. I, *1*), а у вторых — подобные им по длине и очертаниям пазы или выемки (табл. I, *2*), в которые входят ребра смежной клетки соседнего панциря при соединении их в колонию. На большом центральном поле имеются мелкие бугорки или как бы очень короткие неправильной формы утолщения типа мелких ребрышек (табл. I, *2*). С внутренней поверхности створки базальный слой лицевой части створки гладкий (табл. I, *4*). Загиб створки пронизан поровыми каналами, располо-

---

[2] В скобках указан год выхода в свет IV серии таблиц цитируемого «Атласа».

женными в прямых рядах, 20—22 в 10 мкм, отделенных друг от друга узкими продольными гиалиновыми «ребрами», которые являются, вероятно, результатом слияния приподнятых боковых стенок поровых каналов (табл. I, *5*). Поры в соседних рядах расположены (по отношению друг к другу) в шахматном порядке, в связи с чем создается впечатление сетчатой поверхности, образуемой пересекающимися прямыми и косыми рядами пор (табл. I, *4*). На наружной поверхности средней части загиба, по его периметру часто наблюдается кольцевидное углубление в форме мелкой складки или, как назвал его G. Crawford (1980), «ступеньки» (табл. I, *1*), которое с внутренней стороны загиба не выражено. На внутренней поверхности загиба имеются многогранные трубковидные выросты, 2—3 в 10 мкм (табл. I, *5*), образующие в средней части загиба 2 (реже 3) приблизительно параллельных друг другу кольца (табл. I, *4*). С наружной поверхности они открываются небольшими округлыми отверстиями (табл. I, *1*). Поясковый ободок состоит из створкового (вальвокопула) и соединительного (плевра) ободков (табл. I, *3*), ультраструктура которых и характер соединения требуют дальнейших исследований.

Paralia arenaria (Moore) Moiss., Моисеева, 1981, с. 125; 1986, с. 70. — *Melosira arenaria* Moore in Kützing, 1844, p. 55, tab. 21, fig. 27; Hustedt, 1930, p. 269, fig. 114; Crawford, 1980, tab. 1, fig. 7, 8, tab. 2, fig. 10.

Вид по структуре и строению панциря близок к *P. teres* (Brun) Genkal et Moiss. На наружной поверхности створок имеются такие же ребра и пазы (или выемки), но заметно большей длины (от 1/2 до 2/3 и более длины радиуса створки), их обычно 9—12 в 10 мкм (табл. I, *6*, *8*). С внутренней стороны поверхность лицевой части створки гладкая (табл. I, *7*). Строение и расположение многогранных трубковидных выростов однотипны с таковыми у вида *P. teres*. В отличие от последнего у *P. arenaria* на границе лицевой части створки и ее загиба имеются мелкие соединительные шипики, обычно при разъединении створок обламывающиеся (табл. I, *8*).

Paralia kochii (Pant.) Moiss. comb. nov. (basionym: *Melosira kochii* Pantocsek, 1892. Theil 3, tab. 20, fig. 292; 1905, p. 62; Řeháková, 1980, p. 95, tab. 1, fig. 1, tab. 2, fig. 10). — *M. arenaria* var. *hungarica* Pantocsek, l. c., tab. 39, fig. 546, tab. 40, fig. 555; 1905, p. 59. — *M. varennarum* Heribaud, 1893, p. 189, tab. 5, fig. 12—14; Ehrlich, 1967, p. 297, tab. 1, fig. 2. — *M. scabrosa* Oestr. sensu Моисеева, 1971, табл. 14, фиг. 11. — *Paralia varennarum* (Herib.) Loseva, Лосева, 1982, с. 55, табл. I, фиг. 3, табл. 2, фиг. 2, 3.

Достаточно полное описание этого вида было впервые сделано сравнительно недавно R. Zeháková (1980) по изображению со стороны лицевой части створки, данному J. Pantocsek (1892), и собственным материалам по миоценовым диатомовым водорослям Чехословакии. До сих пор этот вид при определениях обычно объединяли либо с *Melosira scabrosa* Oestr., либо с *M. arenaria* var. *hungarica* Pant. или другими ее разновидностями.

P. kochii (Pant.) Moiss. наибольшее морфологическое сходство, особенно в характере и расположении структурных элементов на лицевой части и загибе створки, имеет с *P. teres* (Brun): короткие ребра и пазы (или выемки) по краю диска створок, структура загиба из поровых каналов, образующих прямые и косые пересекающиеся ряды, расположение многогранных трубковидных выростов на внутренней стороне загиба по кольцу и т. д.

Однако наряду с признаками сходства *P. kochii* имеет и ряд хорошо заметных отличий: ребра и пазы (или выемки) расположены на поверхности створки более плотно, 6—10 в 10 мкм, они несколько суживаются от края к середине створки, некоторые из них слегка изогнутые и имеют разную длину (табл. II, *2*). На внутренней поверхности створки они, как и у *P. teres*, не выражены. Центральное поле створки большое, гладкое без видимой в световом микроскопе бугорчатости или мелкой беспорядочной «ребристости» (табл. II, *1*, *2*) подобно той, что имеется у *P. teres* и *P. arenaria*. Многогранные трубковидные выросты на внутренней стороне загиба локализованы по кольцам: краевое кольцо близ края загиба и 2 кольца в его средней части примерно на одинаковом расстоянии друг от друга (табл. II, *3—5*); в пределах кольца выросты расположены неравномерно, 1—2 в 10 мкм. Грани выростов от вершины трубки к ее основанию расширяются в виде тонких перепонок, основания которых сливаются с уз-

кими продольными гладкими «ребрами», разделяющими ряды поровых каналов, подобно тому, что наблюдается и у *P. teres* (табл. II, *5*, *7*). С наружной стороны загиба выросты открываются небольшими круглыми отверстиями, по диаметру лишь немного превышающими отверстия поровых каналов (табл. II, *1*). Многие створки в средней части внешней стороны загиба имеют отчетливо выраженную опоясывающую загиб «ступеньку», впервые отмеченную G. Crawford (1980) при изучении в СЭМ створок *Melosira teres*, а также хорошо развитый поясковый ободок (табл. II, *1*). Соединение эпи- и гиповальвы между собой и, возможно, каждой из них с поясковым ободком осуществляется, по-видимому, с помощью «диафрагмы», расположенной по краю загиба в створковой плоскости и вдающейся внутрь створки в виде узкого равномерно-ребристого кольца (табл. II, 3, *4*). Детали строения соединительных ободков в поясковом ободке, возможное наличие в нем вальвокопулы и характер их соединения требуют дальнейшего изучения с помощью СЭМ. Не снимается вопрос и о возможной двуслойности диска створки, о чем могут свидетельствовать приведенные микрофотографии на табл. II, *6*, *8*. Нельзя считать, что они демонстрируют соединение створок смежных панцирей, так как у всех видов рода *Paralia* краевые ребра и пазы (или выемки) выражены только с внешней стороны лицевой части створки.

Следует отметить, что описанные в начале века J. Heribaud из миоценовых отложений Центрального массива Франции 2 вида *Melosira* — *M. baulayana* M. Perag. (Heribaud, 1902, p. 44, tab. 8, fig. 27, 28) и *M. mauryana* Herib. (Heribaud, 1908, p. 8, tab. 14, fig. 28, 29) — по основным диагностическим признакам вполне соответствуют *P. kochii*. Однако слишком большая схематичность приведенных упомянутым автором рисунков и отсутствие материалов по дальнейшим исследованиям не дают пока полной уверенности в идентичности 3 сравниваемых видов.

P. kochii в отличие от *P. teres* и *P. arenaria* является вымершим. Створки и панцири его широко распространены в континентальных отложениях неогенового и главным образом миоценового времени. В отложениях плиоцена находки их значительно более редкие, а в четвертичных осадках — требуют проверки и подтверждения. Вполне вероятно, что время существования *P. kochii* завершается в позднем плиоцене. Общее распространение этого вида как стратиграфическое, так и географическое требует тщательного уточнения, потому что, как отмечалось выше, он при определении большей частью смешивается с видами *P. teres* или *P. arenaria*, известными как в ископаемом состоянии, так и в современной пресноводной флоре диатомовых водорослей.

Детальное изучение строения и ультраструктуры панциря *P. kochii* в СЭМ должно продолжаться. Однако уже имеющиеся материалы, на наш взгляд, свидетельствуют о таксономической самостоятельности этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

Глезер З. И. Значение исследований по систематике диатомовых водорослей для биостратиграфии и палеогеографии. — Ежегодн. Всесоюз. палеонтол. об-ва, 1984, т. 27, с. 284—298. — *Лосева Э. И.* Атлас позднеплиоценовых диатомей Прикамья. Л.: Наука, 1982. 204 с. — *Моисеева А. И.* Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края. Л.: Недра, 1971. 152 с. — *Моисеева А. И.* Ревизия систематического положения пресноводных видов рода *Melosira* Ag. s. l. (*Bacillariophyta*). — В кн.: Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований: Тез. докл. II Всесоюз. палеоальгол. совещ. Киев: Наук. думка, 1981, с. 124—126. — *Моисеева А. И.* Ревизия систематического положения пресноводных видов рода *Melosira* Ag. s. l. (*Bacillariophyta*). — В кн.: Актуальные вопросы современной палеоальгологии. Сб. науч. трудов. Киев: Наук. думка, 1986, с. 70—73. — *Andrews G. W.* Miocene marine diatoms from the Choptank Formation, Calvert County, Maryland. — Geol. Surv. Profess. Pap., 1976, N 910. 1—41 p. — *Crawford R. M.* Filament formation in the genera *Melosira* C. A. Agardh and *Paralia* Heiberg. — Beih. Nova Hedwigia, 1979, Hf 64, p. 121—133. — *Crawford R. M.* Some considerations of size reduction in diatom cell walls. — Proc. 6th Diatom-Symposium. Koenigstein, 1980, p. 253—265. — *Crawford R. M.* The diatom genus *Aulacoseira* Thwaits: its structure and taxonomy. — Phycologia, 1981, vol. 20, N 2, p. 174—192. — *Ehrlich A.* Etude de quelques gisements diatomifères villafranchiens du Bassin du Puy. — Bul. As. Fr. Étude Quatern., 1967, N 4, p. 293—304. — *Evans G. H.* Two fossil diatoms from lake deposits of the English Lake District. — New Phytol., 1964, vol. 63, N 3, p. 413—417. — *Heribaud J.* Les Diatomées d'Auvergne. — In: Clemont-Ferrand. 1893. 233 p. — *Heribaud J.* Les Diatomées fossiles d'Au-

vergne. — In: Clemont-Ferrand, Paris, 1902. 79 p. — *Heribaud J.* Les Diatomées fossiles d'Auvergne. (Troisiére Mémoire). Paris, 1908. 75 p. — *Hustedt F.* Die Kieselalgen. T. I. — In: Rabenhorst's Kryptogamen — Flora Deutschland, Österreichs und Schweiz. Bd 7. 1930, 920 S. *Kaczmarska I.*, *Kilarski W.* The structure of *Melosira sulcata* (Ehr.) Kütz. var. *sulcata* frustules from Lower Oligocene diatomites from Futoma (Carpathians, Poland). — Rocznik Polsk. Towarzys. Geolog., 1979, vol. 49, N 1—2, p. 185—194. — *Kützing F. T.* Die Kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. Nordhausen: Köhne, 1844. 152 p. — *Oestrup E.* Beiträge zur Kenntnis der Diatomeenflora des Kossogolbeckens in der nordwestlichen Mongolei. — Hedwigia, Bd 48. Dresden, 1909, p. 74—102. — *Pantocsek J.* Beiträge zur Kenntniss der fossilen Bacillarien Ungarns. T III. Süsswasser Bacillarien. —Nagy-Tapolcsány. 1892, Tafel 1—42.—*Pantocsek J.* Beiträge zur Kenntniss der fossilen Bacillarien Ungarns. T. III. Beschreibung neuer Bacillarien. — Pozsony, 1905. 118 p. — *Řeháková Z.* Süβwasserdiatomeenflora des oberen Miozäns in der Tschechoslowakei. — Sborn. geolog. věd, Paleontologie, 1980, N 23, p. 83—184. — *Ross R.*, *Sims P. A.* Observations on family and generic limits in the *Centrales.* — Beih. Nova Hedwigia, 1973, Hf 45, p. 97—130. —*Schmidt A.* Atlas der Diatomaceenkunde. Leipzig, 1874—1959. — *Simonsen R.* The diatom system: ideas on phylogeny. — Bacillaria, 1979, vol. 2, p. 9—71. — *Skvortzow B.* Bottom Diatoms from Olhon gate of Baikal Lake, Siberia. — Philip. Jour. Sci., 1937, vol. 62, N 3, p. 293—377. — *Tynni R.* The reflection of geological evolution in Tertiary and interglacial diatoms and silicoflagellates in Finnish Lapland. — Geol. Surv. Finland, Bul., 1982, N 320, p. 1—40.

Всесоюзный
научно-исследовательский геологический институт,
Ленинград;
Институт биологии внутренних вод,
Борок.

Получено 3 II 1987.

УДК 582.757.3 (576.3+005) (57) Бот. журн., т. 72, № 11

Е. О. Пунина

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *PAEONIA* (*PAEONIACEAE*)

E. O. PUNINA. KARYOLOGICAL STUDY OF SPECIES OF THE GENUS *PAEONIA* (*PAEONIACEAE*) FROM THE CAUCASUS

Изучены кариотипы 10 кавказских видов *Paeonia*, из которых 6 (*P. caucasica*, *P. mlokosewitschii*, *P. ruprechtiana*, *P. tenuifolia*, *P. lagodechiana*, *P. chamaeleon*) являются диплоидными (2n=10), а 4 — *P. steveniana*, *P. wittmanniana*, *P. tomentosa*, *P. macrophylla* — тетраплоидными. У диплоидных видов обнаружены межвидовые различия кариотипов по абсолютной длине и толщине хромосом, тогда как центромерный индекс и относительная длина хромосом были постоянны. У диплоидных видов гибридного происхождения *P. chamaeleon* и *P. lagodechiana* выявлены особенности кариотипов, которые можно рассматривать как амфипластию. Показано аллополиплоидное происхождение тетраплоидных видов *P. steveniana*, *P. tomentosa* и *P. macrophylla*.

Род *Paeonia* L. всегда привлекал внимание исследователей. Особенности его эмбриологии, строения пыльцевых зерен и числа хромосом дали возможность выделять в настоящее время не только монотипное сем. *Paeoniaceae* Rudolphi, но и монотипный порядок *Paeoniales* Nakai. Однако, хотя эмбриологически и анатомически род изучен неплохо, данные о кариологии представителей рода *Paeonia*, особенно кавказских, весьма скудны и в основном ограничены сведениями о числах хромосом. Это можно объяснить, во-первых, тем, что большинство исследователей не располагали достаточным материалом по кавказским видам рода *Paeonia*, а во-вторых, тем, что все исследователи отмечали исключительное однообразие кариотипов данного рода. Это и явилось причиной снижения интереса к пионам как в объекту кариосистематики, несмотря на крупные и хорошо различающиеся в пределах кариотипа хромосомы.

Для кавказских видов рода *Paeonia* числа хромосом 2n=10 у *P. mlokosewitschii* Lomak. и *P. tenuifolia* L., а также 2n=20 у *P. tomentosa* (Lomak.) N. Busch и *P. wittmanniana* Hartw. ex Lindl. приводят Langlet (1927), G. Hicks, G. Stebbins (1934), Stebbins (1938), H. Barber (1941), F. Stern (1944). В работе Stebbins (1938) имеются данные об относительной длине хромосом *P. tenuifolia*, *P. mlokosevitschii* и их изображения. Л. П. Жгенти (1967) приводит число

2n=10 и рисунки метафазных пластинок *P. tenuifolia*, *P. mlokosewitschii* и *P. caucasica* N. Schipcz., а также число 2n=20 для *P. wittmanniana* и *P. steveniana* Kem.-Nath.

До настоящего времени спорным является вопрос о числе видов кавказских *Paeonia*. Так, А. А. Ломакин (1897) отмечает на Кавказе 5 видов и 1 разновидность, Н. А. Буш (1901) — 4 вида и 2 разновидности, В. Л. Комаров во «Флоре СССР» (1937) — 9 видов, Stern (1946) — 5 видов и 2 разновидности, А. А. Гроссгейм (1949) — 6 видов и 2 разновидности, Л. М. Кемулария-Натадзе (1961) — 13 видов, а М. С. Успенская (1981) — 10 видов. Кариологическое исследование пионов Кавказа могло бы помочь решению вопроса о числе видов и родственных связях между ними. Поэтому задачей данной работы явилось изучение кариотипов кавказских видов рода *Paeonia*.

Для удобства в настоящем исследовании автор использовала классификацию, предложенную Кемулария-Натадзе (1961), как наиболее дробную.

К сожалению, не всегда имелась возможность получить материал в природе, поэтому часть работы выполнена на материале, полученном из ботанических садов. Автор приносит свою благодарность сотруднику Тбилисского института ботаники АН ГССР Б. Д. Гавриленко, сотруднице Тбилисского ботанического сада АН ГССР Л. В. Асиешвили и сотруднице Главного ботанического сада в Москве Р. А. Карписоновой, любезно предоставившим материал для кариологического анализа.

Материал и методы

Для получения цитологических препаратов использовали кончики молодых корней взрослых растений. Растения культивировали в горшках, вкопанных в грунт, на экспериментальном участке института. Фиксации проводили в мае и октябре, каждый раз все образцы фиксировали одновременно. Предобработку проводили последовательно 0.05 %-м раствором колхицина 2 ч и 0.02 М раствором оксихинолина 1 ч, фиксировали ацетоалкоголем (3 : 1). После холодного гидролиза (50 % HCl, 20 мин) и окраски по Фёльгену приготовляли давленые постоянные препараты. Лучшие метафазные пластинки зарисовывали при увеличении в 2000 раз с помощью рисовального аппарата РА-6. Измерения хромосом проводили на 8—12 таких рисунках. При построении идиограмм и классификации хромосом на метацентрические, субметацентрические и т. д. использовали систему, предложенную Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифом (1981). Виды, изученные автором, их места сбора и хромосомные числа приведены в табл. 1.

Результаты исследования

Как видно из табл. 1, среди изученных нами кавказских видов рода *Paeonia* имеются как диплоидные, так и тетраплоидные виды. Рассмотрим сначала кариотипы диплоидных видов. У *P. caucasica*, *P. mlokosewitschii*, *P. ruprechtiana* и *P. tenuifolia* кариотипы представлены 3 парами метацентрических, 1 парой субметацентрических и 1 парой субакроцентрических хромосом (рис. 1). У *P. caucasica*, *P. mlokosewitschii* и *P. ruprechtiana* имеются точечные спутники на коротких плечах I, II, IV и V пар хромосом. У *P. tenuifolia* спутники наблюдались только на коротких плечах хромосом IV и V пар. Данные об абсолютной длине (L^a) и центромерном индексе (I^c) хромосом всех диплоидных видов представлены в табл. 2.

У всех 4 видов хромосомы I и II пар достоверно различаются по абсолютной длине, а у *P. caucasica* и *P. ruprechtiana* — также и по центромерному индексу; хромосомы II и III пар различаются по обоим параметрам у всех видов, кроме *P. tenuifolia*, где различия достоверны только по абсолютной длине, а хромосомы II, IV и V пар достоверно различаются по обоим параметрам у всех видов. (При проверке достоверности различий здесь и далее мы пользовались t-критерием Стьюдента).

Межвидовое сравнение кариотипов проводили с учетом абсолютной длины и толщины хромосом (рис. 1). Оказалось, что наиболее длинные и толстые хромосомы имеют *P. mlokosewitschii* и *P. ruprechtiana*, от них достоверно отлича-

ТАБЛИЦА 1

Места сбора и числа хромосом изученных кавказских видов рода *Paeonia*

Вид	Место сбора	Собственные данные о числах хромосом	Литературные данные о числах хромосом
1. *P. caucasica* N. Schipcz.	Окр. пос. Сагурамо Мцхетского р-на ГССР	2n=10	2n=10 (Жгенти, 1967)
1a. *P. caucasica*	Окр. пос. Даба Боржомского р-на ГССР	2n=10	
2. *P. mlokosewitschii* Lomak.	Лагодехский заповедник, ГССР	2n=10	2n=10 (Langlet, 1927; Hicks, Stebbins, 1934; Stebbins, 1938; Barber, 1941; Stern, 1944; Жгенти, 1967)
2a. *P. mlokosewitschii*	Окр. пос. Кеди Цители-Цкароитского р-на ГССР	2n=10	
3. *P. tenuifolia* L.	Ширакская степь Цители-Цкароитского р-на ГССР	2n=10	2n=10 (Langlet, 1927; Hicks, Stebbins, 1934; Stebbins, 1938, Barber, 1941; Stern, 1944; Жгенти, 1967)
4. *P. ruprechtiana* Kem.-Nath.	Окр. с. Парцхнали Харагоульского р-на ГССР	2n=10	—
5. *P. lagodechiana* Kem.-Nath.	Лагодехский заповедник, ГССР	2n=10	—
6. *P. chamaeleon* Troitzk.	Гибрид *P. caucasica*× *P. mlokosewitschii*, спонтанно возникший в Тбилисском ботаническом саду	2n=10	—
7. *P. wittmanniana* Hartw. ex Lindl.	Абхазия, ГССР	2n=20	2n=20 (Langlet, 1927; Stebbins, 1938; Barber, 1941; Stern, 1944; Жгенти, 1967
8. *P. steveniana* Kem.-Nath.	Окр. пос. Бакуриани Боржомского р-на ГССР	2n=20	2n=20 (Жгенти, 1967)
9. *P. macrophylla* (N. Alb.) Lomak.	Аджария, ГССР	2n=20	—
9a. *P. macrophylla*	Окр. с. Корулдаш, Нижняя Сванетия, ГССР	2n=20	—
10. *P. tomentosa* (Lomak.) N. Busch.	Окр. с. Лерик Ленкоранского р-на АзССР	2n=20	2n=20 (Stebbins, 1938)

ются хромосомы *P. caucasica* (они короче и тоньше), а наиболее короткие и тонкие хромосомы у *P. tenuifolia*. Если же проводить сравнение гомеологов только по относительной длине и центромерному индексу, то различий между видами практически нет.

Сравнение кариотипов *P. caucasica* из Сагурамо и Даба, а также *P. mlokosewitschii* из Лагодехи и Кеди показало отсутствие достоверных межпопуляционных различий (рис. 2).

Диплоидные виды *P. lagodechiana* и *P. chamaeleon* — это гибриды между *P. caucasica* и *P. mlokosewitschii*, причем *P. lagodechiana* — природный гибрид, произрастающий в Лагодехском заповеднике, а *P. chamaeleon* — гибрид, возникший спонтанно на коллекционном участке Тбилисского ботанического сада, а также впоследствии полученный искусственно (Кахеладзе, 1965; Кемулария-Натадзе, 1980). Оба они обладают промежуточными признаками и плодовиты. Представляется спорным возведение обоих этих гибридных таксонов в ранг вида, но в данной работе будет удобно пользоваться двумя видовыми названиями для разграничения природного и искусственного гибридов.

При анализе хромосом этих видов выявился гетероморфизм у некоторых пар гомологов. Поэтому в табл. 3 и на идиограммах приводятся данные для диплоидных наборов хромосом (рис. 3). Обнаружен гетероморфизм по длине 1 и 2, 7 и 8, 9 и 10-й хромосом у обоих видов, в то же время у *P. chamaeleon* разница между негомологичными хромосомами 2 и 3, 4 и 5-й была недостоверна. Кроме того, у *P. chamaeleon* из II пары хромосом только 4-я хромосома имела спутник,

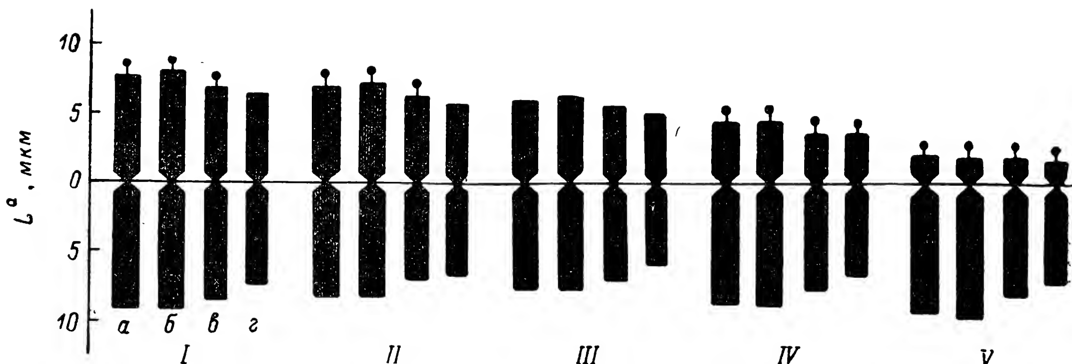


Рис. 1. Сравнительная идиограмма гаплоидных наборов хромосом диплоидных представителей рода *Paeonia*.

а — хромосомы *P. mlokosewitschii* из Лагодехи, *б* — хромосомы *P. ruprechtiana*, *в* — хромосомы *P. caucasica* из Сагурамо, *г* — хромосомы *P. tenuifolia*.

а у *P. lagodechiana* спутник присутствовал только на 1-й хромосоме I пары, а 7-я хромосома (IV пара) имела необычно крупный спутник (рис. 3, *а*).

Кариотипы тетраплоидных видов *Paeonia wittmanniana*, *P. steveniana*, *P. macrophylla* и *P. tomentosa* представлены 6 парами метацентрических, 2 парами субметацентрических, 2 парами субакроцентрических хромосом (рис. 4; табл. 4). У *P. steveniana* по абсолютной длине достоверно различаются I и II, V и VI, VII и VIII, IX и X пары хромосом. Пары IV и V достоверно различаются по центромерному индексу, а пары II и III, а также III и IV не различаются достоверно. Все пары хромосом, кроме V и VI, имеют спутники на коротких плечах.

У *P. wittmanniana* по абсолютной длине различаются все пары хромосом, кроме V и VI и IX и X пары, которые не различаются и по центромерному индексу. Спутничными являются также все пары хромосом, кроме V и VI.

У *P. tomentosa* по абсолютной длине различаются все пары, а по центромерному индексу — IV и V, V и VI, VII и VIII, IX и X пары хромосом. Спутники на коротких плечах имеют I, VII, IX и X пары хромосом.

У *P. macrophylla* из Аджарии по абсолютной длине достоверно различаются все пары хромосом, а пары II и III, IV и V, V и VI, VII и VIII достоверно различаются и по центромерному индексу. Спутники на коротких плечах имеют I, IV, VII, IX и X пары хромосом.

У *P. macrophylla* из Сванетии по длине различаются все пары, кроме IV и V, но по центромерному индексу между этими парами различия достоверны. Кроме того, по центромерному индексу достоверно различаются III и IV, V и VI, VII и VIII пары хромосом. Пара II хромосом имеет спутник на длинном плече, а VII—X пары — на коротком.

В отличие от изученных нами диплоидов у тетраплоидных кавказских пионов межвидовые кариотипические различия выражены иначе. У диплоидов суммарная длина гаплоидного набора варьировала значительно (55.5, 59.5, 62.1, 70.2, 70.3, 71.1 мкм), у тетраплоидов — заметно меньше (111.9, 114.9, 127.1, 127.9, 128.0 мкм). Различия по толщине также были меньше (толщина варьировала от 1.3 до 1.8 мкм у диплоидов и от 1.3 до 1.6 у тетраплоидов). Число и расположение спутников у тетраплоидных видов более разнообразны — у *P. wittmanniana* и *P. steveniana* их по 8 (I—IV и VII—X пары хромосом), у *P. tomentosa* — 4 (I, VII, IX, X пары), у *P. macrophylla* из Аджарии — 5 (III, IV, VII, IX, X пары), у *P. macrophylla* из Сванетии — тоже 5, но на других хромосомах (II, VII—X), причем II пара хромосом имеет спутник не на коротком, как во всех остальных случаях, а на длинном плече. По относительной длине I пара хромосом *P. tomentosa* и *P. macrophylla* отличается от I пары *P. wittmanniana* и *P. steveniana*, VI пара *P. tomentosa* — от своих гомеологов у остальных видов, VIII пара *P. steveniana* — как от своего гомеолога у *P. wittmanniana*, так и *P. tomentosa*. По центромерному индексу IV пара хромосом

ТАБЛИЦА 2

Параметры гаплоидных наборов хромосом диплоидных и представителей рода *Paeonia*

№ пары хромосом	Абсолютная длина, мкм ($L^a \pm S_{\bar{x}}$)	Центромерный индекс, % ($I^c \pm S_{\bar{x}}$)	Относительная длина, % (L^r)	Примечание
		P. caucasica из Сагурамо		
I	15.3±0.23	44.9±0.58	12.3	$L^{абс}_{гапл}$=62.1 мкм,
II	13.2±0.21	47.2±0.40	10.6	d=1.5±0.02 мкм,
III	12.4±0.26	43.5±0.32	10.0	V=110.2 мкм³
IV	11.3±0.21	32.6±0.40	9.1	
V	9.9±0.18	18.5±0.36	7.9	
		P. caucasica из Даба		
I	14.7±0.17	45.5±0.53	12.3	$L^{абс}_{гапл}$=59.5 мкм,
II	12.7±0.22	46.7±0.40	10.7	d=1.5±0.02 мкм,
III	11.5±0.24	44.4±0.46	9.7	V=98.2 мкм³
IV	10.9±0.19	32.6±0.34	9.1	
V	9.7±0.12	17.6±0.23	8.1	
		P. mlokosewitschii из Лагодехи		
I	17.0±0.31	45.7±0.35	12.1	$L^{абс}_{гапл}$=70.2 мкм,
II	15.2±0.25	46.3±0.34	10.8	d=1.8±0.03 мкм,
III	13.8±0.24	44.4±0.45	9.8	V=178.5 мкм³
IV	12.9±0.28	33.0±0.20	9.2	
V	11.3±0.21	17.5±0.20	8.1	
		P. mlokosewitschii из Кеди		
I	17.5±0.23	46.5±0.44	12.1	$L^{абс}_{гапл}$=70.3 мкм,
II	15.4±0.24	46.3±0.34	11.0	d=1.8±0.04 мкм,
III	14.1±0.21	45.3±0.39	10.1	V=178.6 мкм³
IV	12.3±0.20	32.3±0.31	8.8	
V	11.0±0.18	17.5±0.20	8.1	
		P. ruprechtiana		
I	17.1±0.28	46.0±0.40	12.1	$L^{абс}_{гапл}$=71.1 мкм,
II	15.3±0.27	46.7±0.40	10.8	d=1.7±0.03 мкм,
III	14.0±0.26	45.5±0.42	9.8	V=161.3 мкм³
IV	13.2±0.20	33.0±0.39	9.3	
V	11.5±0.20	16.8±0.23	8.1	
		P. tenuifolia		
I	13.7±0.19	46.0±0.42	12.4	$L^{абс}_{гапл}$=55.5 мкм,
II	12.1±0.18	45.4±0.43	10.8	d=1.3±0.03 мкм,
III	10.8±0.14	46.0±0.51	9.7	V=73.6 мкм³
IV	10.2±0.15	33.7±0.28	9.2	
V	8.7±0.10	17.6±0.18	7.9	

P. macrophylla из Сванетии отличается от гомеологов остальных видов; варьирует этот показатель также и в V—IX парах гомеологов.

Между кариотипами *P. macrophylla* из разных популяций имеются различия в расположении спутников и центромерном индексе некоторых хромосомных пар.

Обсуждение

Авторы, изучавшие кариотипы различных диплоидных представителей рода Paeonia (Stebbins, 1938; Šopova, 1971; Tzanoudakis, 1983), проводили сравнение кариотипов разных видов только по их относительной длине (L^r), что и послу-

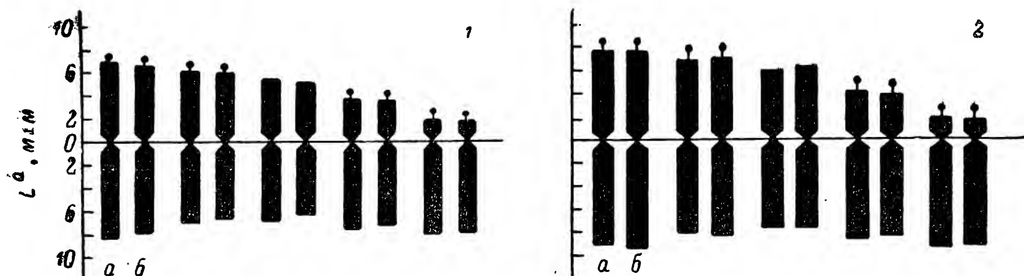


Рис. 2. Сравнительные идиограммы гаплоидных наборов хромосом *Paeonia caucasica* (*1*) и *P. mlokosewitschii* (*2*) из разных популяций.

1а — хромосомы *P. caucasica* из Сагурамо, *1б* — из Даба, *2а* — хромосомы *P. mlokosewitschii* из Лагодехи, *2б* — из Кеди.

жило причиной вывода об их однообразии. Сравнивая кариотипы диплоидных *P. mlokosewitschii*, *P. ruprechtiana*, *P. caucasica* и *P. tenuifolia* по относительной длине (табл. 2), можно убедиться в единообразии кариотипов и кавказских диплоидных пионов. Однако хромосомы разных видов, как оказалось, существенно различаются по абсолютной длине и толщине, причем самые длинные хромосомы оказались и самыми толстыми. В связи с этим сделана попытка вычислить суммарный объем хромосом (V).

Измеренная толщина хромосом (d) соответствовала удвоенной толщине одной хроматиды. Допустив, что хроматида имеет форму цилиндра, мы можем узнать ее объем, равный $(d/2)^2\pi \cdot L^a/4$. Таким образом, объем хромосомы будет равен $(d/2)^2\pi \cdot L^a/2$, а суммарный объем диплоидного набора равен $d^2\pi \cdot L^a_{\text{гапл}}/4$, где $L^a_{\text{гапл}}$ — абсолютная длина гаплоидного набора.

Произведя вычисления для диплоидных видов, получаем значения суммарного объема: для *P. mlokosewitschii* — 178.5, *P. ruprechtiana* — 161.3, *P. caucasica* — 110.2 и *P. tenuifolia* — 73.6 мкм^3, т. е. кариотипы *P. mlokosewitschii* и *P. tenuifolia* по объему различаются более чем в 2 раза. Мало вероятно, чтобы эти различия были обусловлены только разной степенью спирализации хромосом, так как условия выращивания этих видов были одни и те же, а предобработка и фиксация проводились одновременно. Вероятнее допустить различия в числе ДНК у этих видов, поэтому в дальнейшей работе автор планирует определить число ДНК у кавказских *Paeonia* и сопоставить его с абсолютными размерами хромосом.

Диплоидные виды *Paeonia chamaeleon* и *P. lagodechiana* являются гибридами между *P. caucasica* и *P. mlokosewitschii*, что было показано экспериментально (Кахеладзе, 1965; Кемулария-Натадзе, 1980). Идентифицировать хромосомы родительских видов в кариотипах этих растений нам не удалось, кроме того, у них оказалось затруднительным выделение первых трех пар хромосом по асболютной длине. С подобным явлением мы сталкивались и ранее, когда при изучении естественных гибридов рода *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*) у гибрида *Pulsatilla patens*×*P. vernalis* также не удалось выделить 3 хромосомные

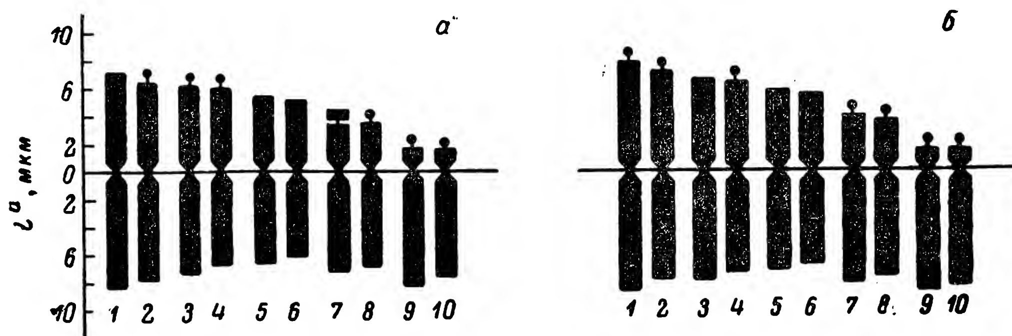


Рис. 3. Идиограммы диплоидных наборов хромосом *Paeonia lagodechiana* (*а*) и *P. chamaeleon* (*б*).

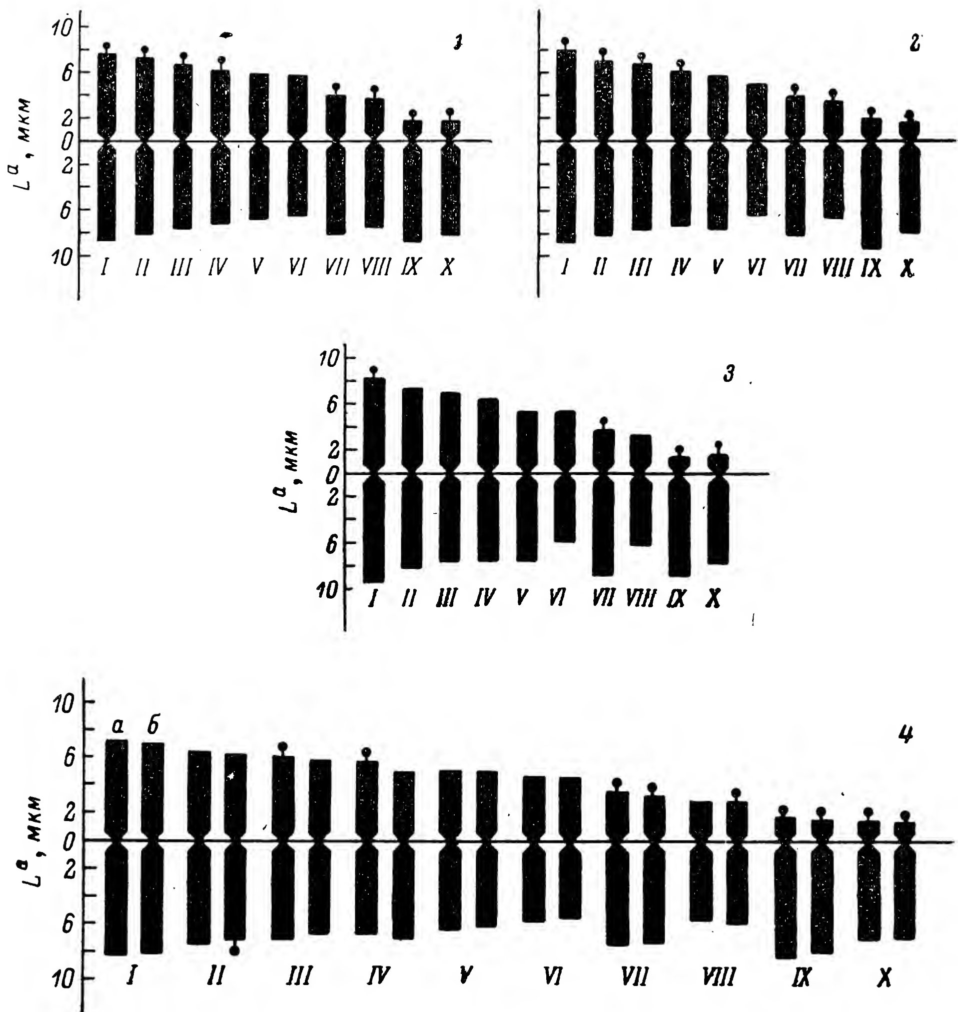


Рис. 4. Идиограммы гаплоидных наборов хромосом тетраплоидных представителей рода *Paeonia*.

1 — *P. wittmanniana*, 2 — *P. steveniana*, 3 — *P. tomentosa*, 4 — *P. macrophylla*; *а* — из Аджарии, *б* — из Сванетии.

пары из 8, тогда как у родительских видов можно было выделить все 8 пар (Пунина, Гриф, 1984).

Неожиданными оказались результаты измерения толщины хромосом *Paeonia chamaeleon* и *P. lagodechiana*. Как было отмечено выше, толщина хромосом *P. mlokosewitschii* приблизительно 1.8, а *P. caucasica* — 1.5 мкм. Логично было предположить, что у гибридных видов толщина хромосом будет либо промежуточной, либо станет приближаться к толщине хромосом одного из родительских видов. Однако хромосомы *P. chamaeleon* и *P. lagodechiana* имели толщину соответственно 1.4 и 1.3 мкм (ошибка среднего арифметического никогда не превышала 0.03 мкм).

М. С. Навашин (1985) подробно исследовал изменения хромосом у экспериментально полученных гибридов рода *Crepis*. Им было показано исчезновение спутников, удлинение или, наоборот, укорочение всех хромосом одного вида в гибридной цитоплазме, а также исчезновение различий в толщине хромосом у гибридов. Для этих явлений он предложил термин «амфипластия», разграничив дифференциальную (т. е. затрагивающую только отдельные хромосомы, например исчезновение спутника) и нейтральную (т. е. изменение длины и толщины всех хромосом одного из видов) амфипластию. Нам представляется, что в случае межвидовых гибридов рода *Paeonia* мы встречаемся также с амфипла-

ТАБЛИЦА 3

Абсолютная длина и центромерный индекс диплоидных наборов хромосом *Paeonia chamaeleon* и *P. lagodechiana*

№ хромосомы	Абсолютная длина, мкм ($\bar{l}^a \pm S_{\bar{x}}$)	Центромерный индекс, % ($\bar{I}^c \pm S_{\bar{x}}$)	Примечание
	P. chamaeleon		
1	16.4±0.31	47.3±0.35	$L^{абс}_{дипл}$=128.4 мкм, d=1.4±0.02 мкм
2	14.9±0.21	47.4±0.29	
3	14.5±0.29	45.8±0.84	
4	13.8±0.30	47.1±0.49	
5	12.9±0.32	44.8±0.67	
6	12.3±0.34	44.9±0.69	
7	12.2±0.25	32.9±0.51	
8	11.3±0.26	32.5±0.41	
9	10.3±0.18	15.0±0.32	
10	9.8±0.20	15.7±0.32	
	P. lagodechiana		
1	15.4±0.26	45.8±0.55	$L^{абс}_{дипл}$=119.1 мкм, d=1.3±0.02 мкм
2	14.3±0.26	46.5±0.47	
3	13.5±0.28	46.1±0.46	
4	12.7±0.25	46.3±0.44	
5	12.0±0.22	45.2±0.64	
6	11.4±0.24	45.8±0.53	
7	10.6±0.23	31.3±0.37	
8	10.4±0.22	32.8±0.41	
9	9.8±0.14	15.2±0.30	
10	9.0±0.16	16.0±0.35	

ТАБЛИЦА 4

Абсолютная длина и центромерный индекс гаплоидных наборов хромосом *Paeonia steveniana*, *P. wittmanniana*, *P. tomentosa*, *P. macrophylla*

№ пары хромосом	Абсолютная длина, мкм ($\bar{l}^a \pm S_{\bar{x}}$)	Центромерный индекс, % ($\bar{I}^c \pm S_{\bar{x}}$)	Примечание
	P. steveniana		
I	16.6±0.31	46.8±0.30	$L^{абс}_{гапл}$=127.1 мкм, d=1.4±0.03 мкм
II	15.1±0.33	46.3±0.49	
III	14.3±0.31	46.8±0.55	
IV	13.4±0.34	45.8±0.35	
V	13.4±0.36	42.6±0.35	
VI	11.5±0.19	43.9±0.40	
VII	12.1±0.22	31.1±0.38	
VIII	10.1±0.22	33.2±0.37	
IX	11.1±0.25	16.3±0.19	
X	9.5±0.23	16.2±0.28	
	P. wittmanniana		
I	16.1±0.19	46.7±0.51	$L^{абс}_{гапл}$=128.0 мкм, d=1.4±0.02 мкм
II	15.3±0.20	46.3±0.38	
III	14.2±0.19	46.5±0.44	
IV	13.5±0.20	45.9±0.46	
V	12.8±0.18	46.1±0.53	
VI	12.3±0.18	45.1±0.52	
VII	12.0±0.19	32.5±0.45	
VIII	11.3±0.19	32.0±0.42	
IX	10.5±0.19	16.5±0.27	
X	10.0±0.20	17.0±0.26	
	P. tomentosa		
I	17.7±0.17	46.9±0.31	$L^{абс}_{гапл}$=127.9 мкм, d=1.6±0.04 мкм
II	15.5±0.24	46.9±0.38	
III	14.7±0.20	47.8±0.38	
IV	14.0±0.20	46.0±0.45	
V	12.9±0.14	41.2±0.50	

№ пары хромосом	Абсолютная длина, мкм ($\bar{l}^a \pm S_{\bar{x}}$)	Центромерный индекс, % ($\bar{I}^c \pm S_{\bar{x}}$)	Примечание
VI	11.3±0.21	46.6±0.51	
VII	12.7±0.24	29.6±0.39	
VIII	9.3±0.14	33.3±0.55	
IX	10.3±0.14	13.5±0.24	
X	9.5±0.12	17.6±0.28	
	P. macrophylla из Аджарии		
I	15.5±0.27	46.6±0.45	$L^{абс}_{гапл}$=114.9 мкм,
II	13.9±0.27	47.0±0.36	
III	13.1±0.24	45.0±0.64	d=1.4±0.02 мкм
IV	12.4±0.23	45.4±0.55	
V	11.5±0.19	43.9±0.63	
VI	10.5±0.19	45.9±0.43	
VII	11.1±0.20	33.1±0.36	
VIII	8.6±0.15	34.6±0.55	
IX	9.9±0.14	15.7±0.23	
X	8.4±0.14	16.5±0.39	
	P. macrophylla из Сванетии		
I	15.2±0.16	46.0±0.31	$L^{абс}_{гапл}$=111.9 мкм,
II	13.3±0.19	46.1±0.47	d=1.3±0.02 мкм
III	12.6±0.19	45.9±0.38	
IV	12.0±0.20	42.0±0.28	
V	11.6±0.20	43.8±0.36	
VI	10.2±0.17	45.8±0.45	
VII	10.6±0.15	31.0±0.22	
VIII	8.8±0.14	32.7±0.31	
IX	9.4±0.12	15.7±0.22	
X	8.2±0.10	15.3±0.24	

стией, которая выразилась в изменении длины хромосом какого-либо из родительских видов, что и привело к нивелировке различий между хромосомными парами. Изменение же толщины хромосом могло затронуть оба набора, и, по-видимому, его тоже можно рассматривать как амфипластию.

Для понимания эволюции рода *Paeonia* наибольший интерес представляет изучение его тетраплоидных представителей. (Других уровней плоидности у *Paeonia* не обнаружено). Происхождение тетраплоидов в этом роде объясняется по-разному. Некоторые считают, что тетраплоиды возникли путем автополиплоидизации (Barber, 1941; Stern, 1944). В доказательство этого положения они приводят данные о количестве диплоидных и тетраплоидных видов в европейской и азиатской частях ареала рода. Так, в Европе практически каждому из 8 диплоидных видов соответствуют 2—3 морфологически близких тетраплоидных вида или разновидности. Лишь *P. tenuifolia* не имеет в настоящее время близкородственного тетраплоида. Обратная картина наблюдается в Восточной Азии. Только одному диплоиду *P. japonica* морфологически соответствует тетраплоид *P. obovata* с несколькими разновидностями, остальные же 8 диплоидных видов не имеют тетраплоидных аналогов. Объясняется это тем, что представители рода *Paeonia* в европейской части своего ареала оказывались в экстремальных условиях из-за оледенения. После отступления ледника именно тетраплоиды оказались способными мигрировать на север и юг и завоевать обширные жизненные пространства. Эта гипотеза могла бы объяснить, почему ареал тетраплоидного вида обычно гораздо шире ареала соответствующего ему диплоида. Например, *P. clusii* произрастает только на о. Крит, тогда как соответствующий ему тетраплоид *P. officinalis* встречается в Албании, Триесте, Северной Италии, Северной Франции, Центральной Испании. А *P. mlokosewitschii* известен только для одного пункта Кавказа, тогда как *P. wittmanniana* и другие тетраплоиды встречаются по всему Кавказу. Не располагая данными о западноевропейских пионах, мы, однако, можем сказать, что сведения Barber

Рис. 5. Идиограмма гаплоидного набора гипотетического амфидиплоида *P. mlokosewitschii*×*P. caucasica*.

а — хромосомы *P. mlokosewitschii*, *б* — хромосомы *P. caucasica*.

(1941) и Stern (1944) относительно кавказских видов рода *Paeonia* с желтыми или белыми цветками не совсем точны. Во-первых, в настоящее время известны уже 3 достаточно удаленных друг от друга пункта произрастания *P. mlokosewitschii* (Лагодехский заповедник, окр. пос. Кеди (Грузия) и верховья реки Аварского Койсу (Дагестан)). Последнее местонахождение приводится по Кемулария-Натадзе (1961). Во-вторых, нам представляется ошибочным объединять все тетраплоиды с белыми или желтыми цветками в один вид — *P. wittmanniana*, выделяя только его разновидности. Проведенное нами исследование тетраплоидных кавказских видов рода *Paeonia* выявило межвидовые различия кариотипов, которые в сочетании с особенностями морфологии и географического распространения дают основания считать *P. wittmanniana*, *P. steveniana*, *P. macrophylla* и *P. tomentosa* самостоятельными видами, что подтверждает правильность классификации Кемулария-Натадзе (1961).

При изучении кариотипов *P. macrophylla*, *P. steveniana* и *P. tomentosa* обнаружились различия по абсолютной длине (а в некоторых случаях и по центромерному индексу, и по наличию спутников) между гомеологами в пределах кариотипа (I и II, V и VI, VII и VIII, IX и X пары хромосом). Поэтому трудно допустить, что все эти кариотипы возникли путем удвоения какого-либо исходного кариотипа, а указанные различия образовались только в процессе эволюции кариотипов. Гораздо вероятнее, что эти виды аллополиплоидного происхождения, тогда различия в абсолютной длине хромосом-гомеологов можно объяснить различной длиной хромосомных наборов родительских видов. Возможно, что одним из родительских видов был *P. mlokosewitschii* или его непосредственный предок, а в качестве другого родителя можно представить *P. caucasica*. Если попытаться построить модель кариотипа такого гипотетического амфидиплоида (рис. 5), то полученный кариотип будет очень похож на кариотип *P. steveniana* (рис. 4). Из такого исходного кариотипа путем хромосомных перестроек могли возникнуть кариотипы *P. macrophylla* и *P. tomentosa*.

Кариотип *P. wittmanniana* можно рассматривать двояко. С одной стороны, у этого вида нет таких резких различий между гомеологичными парами, как у остальных тетраплоидов, что позволяет предположить его автополиплоидное происхождение, а небольшие различия между I и II, VII и VIII парами объяснить последующими хромосомными перестройками. С другой стороны, весьма вероятны и гибридизация 2 видов со сходными по длине хромосомами, и последующее удвоение числа хромосом, т. е. амфидиплоидия. По-видимому, дальнейшие исследования с применением метода дифференциального окрашивания хромосом и изучение мейоза помогут окончательно установить природу этого вида.

Исследования, проведенные на других представителях рода *Paeonia* (Šopova, 1971; Tzanoudakis, 1983), показали, что тетраплоидные пионы Македонии и Греции имеют как алло-, так и автотетраплоидное происхождение.

Таким образом, все литературные данные и данные, полученные нами, подтверждают теорию Stebbins (1948) о том, что тетраплоидные пионы Средиземноморья (а кавказские виды рода *Paeonia* мы относим к видам из Средиземноморского центра расселения этого рода) образуют полиплоидный комплекс, в котором автополиплоидия может существовать, но большинство видов — это аллополиплоиды, происходящие от скрещивания современных диплоидов, их предков или автополиплоидных форм.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 9, с. 1280—1284. — *Буш Н. А.* Род *Paeonia*. — В кн.: Кузнецов Н., Буш Н., Фомин А. Flora caucasica critica. 1901, ч. 3, вып. 3, с. 7—15. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 747 с. — *Жгенти Л. П.* К кариологическому изучению кавказских видов рода *Paeonia*. — В кн.: Науч. конф. молодых научных работников, посвященная 800-летию со дня рождения. Ш. Руставели. (Сокр. тексты докладов; на груз. языке). Тбилиси, 1967, с. 81—84. — *Кахеладзе Н. А.* Вопрос о происхождении вида *Paeonia chamaeleon* Troitz. и его экспериментальный анализ. — Вопросы интродукции растений и зеленого строительства, 1965, № 2, с. 75—84. — *Кемулария-Натадзе Л. М.* Кавказские представители рода *Paeonia* L. — Тр. Тбил. бот. ин-та, 1961, т. 21, с. 3—51. — *Кемулария-Натадзе Л. М.* К вопросу номенклатуры и таксономии *Paeonia chamaeleon* Troitzky и его близких видов. — В кн.: Заметки по систематике и географии растений. Тбилиси, 1980, вып. 36, с. 22—24. — *Комаров В. Л.* Род *Paeonia* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. 1937, с. 25—28. — *Ломакин А. А.* Заметка о новых пионах, найденных на Кавказе. — Тр. Тифлисского бот. сада, 1897, вып. 2, с. 281—284. — *Навашин М. С.* Изменения хромосом, вызванные гибридизацией, и их значение для некоторых общих проблем генетики. — В кн.: Навашин М. С. Проблемы кариологии и цитогенетики в исследованиях на видах рода *Crepis*. М.: Наука, 1985, с. 112—142. — *Пунина Е. О., Гриф В. Г.* Кариосистематическое исследование видов и естественных гибридов рода *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*) в Ленинградской области. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 12, с. 1673—1678. — *Успенская М. С.* Пионы (род *Paeonia* L.) флоры СССР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М.: МГУ, 1981. 21 с. — *Barber H. N.* Evolution in the genus *Paeonia*. — Nature, 1941, vol. 148, N 3747, p. 227—228. — *Hicks G. L., Stebbins G. L.* Meiosis in some species and a hybrid of *Paeonia*. — Amer. J. Bot., 1934, vol. 21 N 5, p. 228—242. — *Langlet O.* Beiträge zur Zytologie des Ranunculaceen. — Svensk Bot. Tidskr., 1927, vol. 21, N 1, p. 11—17. — *Šopova M.* The cytological study of two *Paeonia* species from Macedonia. — Fragm. Balcanica (Mus. Macedon. Sci. Nat.), 1971, vol. 8, N 16, p. 137—142. — *Stebbins G. L.* Cytogenetic studies in *Paeonia*. II. The cytology of the diploid species and hybrids. — Genetics, 1938, N 23, p. 83—110. — *Stebbins G. L.* Review of «A study of the genus *Paeonia*» / By F. C. Stern. — Madroño, 1948, N 9, p. 193—199. — *Stern F. C.* Geographical distribution of the genus *Paeonia*. — Proc. Lin. Soc. London, 1944, session 155, pt 2, p. 76—80. — *Stern F. C.* A study of the genus *Paeonia*. London, 1946. 155 p. — *Tzanoudakis D.* Karyotypes of four wild *Paeonia* species from Greece. — Nord. J. Bot., 1983, vol. 3, N 3, p. 307—318.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 III 1987.

УДК 634.23 : 581.6

Бот. журн., т. 72, № 11

В. П. Царенко, Е. А. Соколова

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТА ВОСТОЧНОАЗИАТСКИХ ВИДОВ РОДА *CERASUS* (*ROSACEAE*)

V. P. TSARENKO, E. A. SOKOLOVA. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL FEATURES OF LEAF IN SPECIES OF THE GENUS *CERASUS* (*ROSACEAE*) FROM THE EASTERN ASIA

Изучены анатомическое строение и морфологические особенности листа дикорастущих восточноазиатских вишен *Cerasus kurilensis*, *C. maximowiczii*, *C. sachalinensis*.

Установлено, что виды вишни характеризуются одинаковым типом строения эпидермы, устьичного аппарата, мезофилла листа и черешка. Различия между видами носят количественный характер. Наибольшее сходство выявлено между видами *C. sachalinensis* и *C. kurilensis*. Полученные данные не подтвердили целесообразность выделения вида *C. maximowiczii* из рода *Cerasus*.

На советском Дальнем Востоке произрастают 3 вида дикорастущей вишни: *Cerasus kurilensis*, *C. sachalinensis*, *C. maximowiczii*. В этом регионе проводится большая работа по изучению видового разнообразия растений с целью привлечения наиболее перспективных образцов в селекцию для выведения зимостойких и устойчивых к болезням сортов (Царенко, 1979, 1980, 1982, 1984; Еремин, 1985).

Восточноазиатские виды вишни до настоящего времени изучали на основе единичных гербарных образцов. Задачей данной работы было сравнительно-морфологическое и анатомическое изучение видов вишни для уточнения их систематического положения. Поскольку некоторые авторы относят *C. maximowiczii* к роду *Padus* L., мы привлекли к изучению вид *Padus maackii*. Как показал анализ литературы, анатомическое сравнение этих 4 видов проводится впервые.

Материал и методика

Для морфологического исследования образцы *Cerasus sachalinensis* были взяты из окрестностей г. Владивостока, со станции Седанка, из южной части Приморского края, с островов Большой Пелис и Сахалин. Образцы *C. kurilensis* собраны на островах Сахалин, Кунашир и Итуруп; *C. maximowiczii* — из Приморского края, с островов Сахалин и Кунашир (табл. 1).

При экспедиционном обследовании перечисленных выше районов было выявлено, что на о. Кунашир растения *C. kurilensis* встречаются редко, в южной части Сахалина их несколько больше. Обильно данный вид отмечен на о. Итуруп, где он произрастает совместно с *C. sachalinensis* и *C. maximowiczii*. Из всех изученных видов вишни *C. maximowiczii* на Дальнем Востоке имеет самый обширный ареал, охватывающий Приморский и Хабаровский края, Сахалинскую и Амурскую области. На островах Курильской гряды (острова Кунашир и Итуруп), на юге Сахалина и в южной части Приморского края ареал *C. maximowiczii* совпадает и с ареалами *C. sachalinensis*, *C. kurilensis*, и с ареалом *Padus maackii*.

ТАБЛИЦА 1

Место сбора исследуемых видов дикорастущих вишен

Вид	№ образца	Место сбора образца
Cerasus sachalinensis (Fr. Schmidt) Kom. et Aliss.	С-1	Приморский край, окрестности г. Владивостока
	С-2	Приморский край, станция Седанка
	С-3	Приморский край, о. Большой Пелис
	С-4	О. Сахалин, дендрарий г. Долинска
	С-5	О. Сахалин, в 18 км от г. Холмска
C. kurilensis Kaban.	К-2	Курильская гряда, о. Итуруп, при подъеме на вулкан Баранского, 800 м над ур. м.
	К-3	О. Кунашир, в районе Алехино
	К-4	О. Кунашир, в 17 км от г. Курильска
	К-7	О. Сахалин, дендрарий г. Долинска
C. maximowiczii (Rupr.) Kom.	М-1	О. Сахалин, в 5 км от г. Корсакова
	М-2	То же
Padus maackii (Rupr.) Kom.	М-3	О. Кунашир, у Горячего озера
		Приморский край, хр. Богатая Грива

Собранные во время экспедиции образцы дикорастущих видов вишни из различных точек ареала были высажены как коллекция на Дальневосточной опытной станции Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (г. Владивосток), оттуда и брался материал для анатомического исследования (происхождение образцов приведено в табл. 1). Фиксацию (4—6-й лист) проводили летом 1980 г. после окончания роста побегов. Препараты готовили по общепринятой методике (Паушева, 1974). Среднее арифметическое вычисляли для n=30.

Результаты исследования

C. sachalinensis, вишня сахалинская, — дерево 5—12 м выс. В естественных местообитаниях материковые формы достигают 20 м выс., диаметр ствола до 45 см, островные — 8—10 м выс., диаметр ствола 18—20 см. Крона, как правило, густая, овальной или конической формы. В береговой зоне в силу сущест-

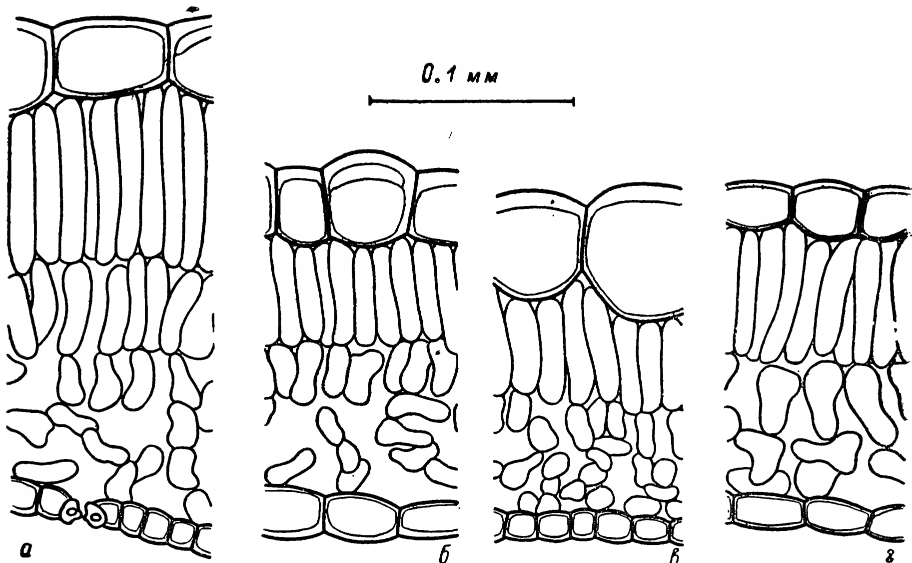


Рис. 1. Поперечный срез листа.

а — Cerasus sachalinensis, б — C. kurilensis, в — C. maximowiczii, г — Padus maackii.

вующих экстремальных условий (штормовые ветры, туманы, засоление почвы) вишня сахалинская низкоросла (0.5—1.5 м), крайне редко плодоносит и внешне приобретает так называемую «островную» форму (Царенко, 1979). Листья чаще темно-зеленые (от 8.8×5.3 до 13.5×9.2 см), блестящие, плотные, с восковым налетом. Форма листа яйцевидная, обратнояйцевидная, овальная, удлиненно-овальная, широкояйцевидная, широкоовальная с преобладанием яйцевидной и обратнояйцевидной. Остроконечие листа слабо (0.7 см) или значительно (2.6 см) вытянуто, основание удлиненно-округлое или округлое. Край листовой пластинки двоякопильчатый, редко пильчатый. Черешок от 1.2 до 3.0 см дл., толстый, с 2 крупными железками, прилистники линейные, крупнопильчатые, от 0.7 до 2.5 см дл., рано опадающие. Среди дальневосточных вишен вид *C. sachalinensis* характеризуется самыми крупными размерами листьев.

Листовая пластинка *C. sachalinensis* тонкая (126—198 мкм). Мезофилл дорсивентральный, 5—6-слойный, состоит из 2 слоев палисадной и 3—4 слоев губчатой ткани. Коэффициент палисадности высокий (табл. 2). Клетки верхнего слоя мезофилла от 40 до 60 мкм выс. при ширине около 7 мкм. Межклетники в губчатой ткани крупные, устьица расположены на одном уровне с клетками эпидермы. Наружные оболочки клеток эпидермы сильно утолщены (рис. 1, *а*).

Проекция клеток верхней эпидермы многоугольная или близка к таковой. Контур клеточных стенок прямолинейный или прямолинейно-округлый (рис. 2, *а*). Клетки довольно крупные (450—700 на 1 мм²). Проекция клеток нижней эпидермы близка к распластанной. Контур клеточных стенок округло-извилистый. Клетки мелкие (1575—2275 на 1 мм²). Тип устьичного аппарата аномоцитный. Устьица крупные (29—34 мкм дл., 15—16 мкм шир.). Лист практически не опушен. Волоски длинные, многоклеточные, встречаются крайне редко, расположены по жилкам (табл. 3).

Черешок у *C. sachalinensis* на поперечном срезе округлой формы с выемкой на адаксиальной стороне (рис. 3, *а*). Тип строения черешка дорсивентральный. Проводящая система трехпучковая. В центре черешка расположен средний, наиболее крупный, пучок, имеющий форму дуги. В выступах черешка на адаксиальной стороне располагаются 2 мелких проводящих пучка. Они имеются не у всех листьев, так как оба пучка или один из них сливаются со средним. По периферии флоэмы расположены группы клеток с одревесневшими оболочками и крупные клетки, заполненные темноокрашенным содержимым. Перимедуллярная зона выражена. Колленхима 4—5-слойная. В выступах черешка

ТАБЛИЦА 2

Признаки анатомического строения пластинки листа видов рода *Cerasus*

№ образца	Толщина пластинки листа, мкм	Толщина мезофилла листа, мкм	Число слоев мезофилла	Толщина слоев палисадной ткани, мкм	Размеры клеток верхнего слоя мезофилла, мкм	Коэффициент палисадности, %
			C. sachalinensis			
С-1	126	92	5	44	37.9×6.5	44
С-2	163	122	6	63	40.7×6.5	52
С-3	192	146	5	91	68.9×6.5	63
С-4	196	155	5—6	90	64.8×6.5	58
С-5	198	160	5	103	67.6×6.5	64
			C. kurilensis			
К-2	194	133	5	96	62.8×6.5	73
К-3	175	120	5—4	78	50.6×6.5	65
К-4	185	132	5	93	63.7×9.7	71
К-7	179	125	5	89	59.5×10.4	71
			C. maximowiczii			
М-1	151	103	5	48	47.1×9.1	47
М-2	152	116	5	63	59.8×9.7	54
М-3	132	77	4—5	47	41.4×8.6	40
			Padus maackii			
	141	105	4—5	69	55.2×9.1	65

на адаксиальной и по латеральным сторонам, сразу под колленхимой, располагаются 2—4 слоя хлоренхимы. Клетки эпидермы крупнее клеток колленхимы в 2—3 раза, наружные оболочки их утолщены, кутикула зубчатой формы. Опушения черешок не имеет (рис. 3, *а*).

В пределах вида *C. sachalinensis* хорошо выражен полиморфизм по анатомическим признакам. Например, образец С-5 характеризуется самыми крупными (450 клеток на 1 мм²), а образец С-1 — самыми мелкими (700 клеток на 1 мм²) клетками эпидермы. Наиболее крупные устьица отмечены у образца С-3, самые

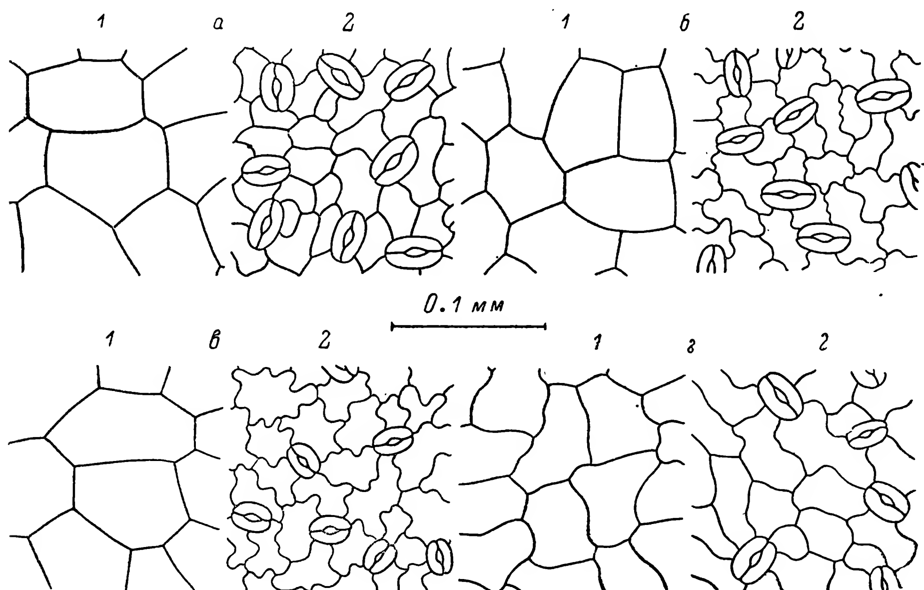


Рис. 2. Эпидерма пластинки листа.

а — *Cerasus sachalinensis*, *б* — *C. kurilensis*, *в* — *C. maximowiczii*, *г* — *Padus maackii*; *1* — верхняя эпидерма, *2* — нижняя.

ТАБЛИЦА 3

Признаки строения эпидермы листа видов рода *Cerasus*

№ образца	Число клеток эпидермы на 1 мм²		Число устьиц на 1 мм²	Размер устьиц, мкм
	верхней	нижней		
		C. sachalinensis		
С-1	1225	2126	350	29.3×16.6
С-2	700	2275	450	30.9×16.3
С-3	450	1575	375	33.7×16.3
С-4	675	1575	425	24.2×15.3
С-5	275	1375	300	32.2×17.0
		C. kurilensis		
К-2	796	1675	450	26.0×14.6
К-3	575	1476	450	29.0×16.1
К-4	630	1515	486	25.9×16.3
К-7	615	1867	440	25.8×15.9
		C. maximowiczii		
М-1	400	2700	700	20.6×12.4
М-2	625	1100	325	31.3×18.4
М-3	400	1325	375	20.3×13.0
		Padus maackii		
	987	1270	342	24.5×17.7

мелкие — у С-4 (табл. 3). Образцы С-1 и С-2, собранные на материке, имеют более тонкие пластинки листа, чем островные образцы С-3—С-5. Первые отличаются от последних и меньшим коэффициентом палисадности, и меньшими абсолютными размерами клеток палисадной ткани (табл. 2). Кроме того, образец С-1 имеет наибольшие, а С-5 наименьшие размеры черешка на поперечном сечении в средней части.

C. kurilensis, вишня курильская, — чаще всего многоствольный кустарник, реже небольшое дерево от 2 до 5 м выс. Встречаются отдельные экземпляры с несколько изреженной кроной и 1—2 стволами, с более крупными листьями, край пластинки которых 2—3-пильчатый. Опушение у черешка таких листьев очень редкое или совсем отсутствует, что, вероятно, связано с их гибридным происхождением (*C. kurilensis*×*C. sachalinensis*).

Листья *C. kurilensis* ярко-зеленые (7.0×4.4—12.5×5.5 см). Форма листа сходна с таковой у *C. sachalinensis*. От последнего лист вишни курильской отличается редко- или густо(до войлочного)опушенными черешками и глубоко-троякопильчатым краем пластинки листа. Пластинка листа по анатомическому строению сходна с пластинкой *C. sachalinensis*, отличается лишь более высокими клетками верхней (33—38 мкм) и нижней (19—23 мкм) эпидермы, меньшей толщиной губчатой ткани. Мезофилл листа всегда 5-слойный (рис. 1, *б*). Размеры клеток верхней эпидермы совпадают с таковыми *C. sachalinensis*. Проекция клеток нижней эпидермы в отличие от *C. sachalinensis* всегда распластанная (рис. 2, *б*). Устьица, как правило, немного мельче (26—29 мкм). Волоски на нижней и верхней эпидерме расположены гуще, чем у *C. sachalinensis*, тип волосков сходный у обоих видов.

Черешок листа *C. kurilensis* отличается от черешка *C. sachalinensis* меньшей площадью поперечного сечения, имеет округло-треугольную форму с выемкой на адаксиальной стороне и более обозначенные выступы (рис. 3, *б*). Волоски на черешке двух типов: короткие одноклеточные и длинные многоклеточные.

C. maximowiczii, вишня Максимовича, — дерево от 5 до 16 м выс., диаметр ствола до 26 см у материковых форм, от 1.5 до 5 м выс., диаметр ствола до 10 см у островных.

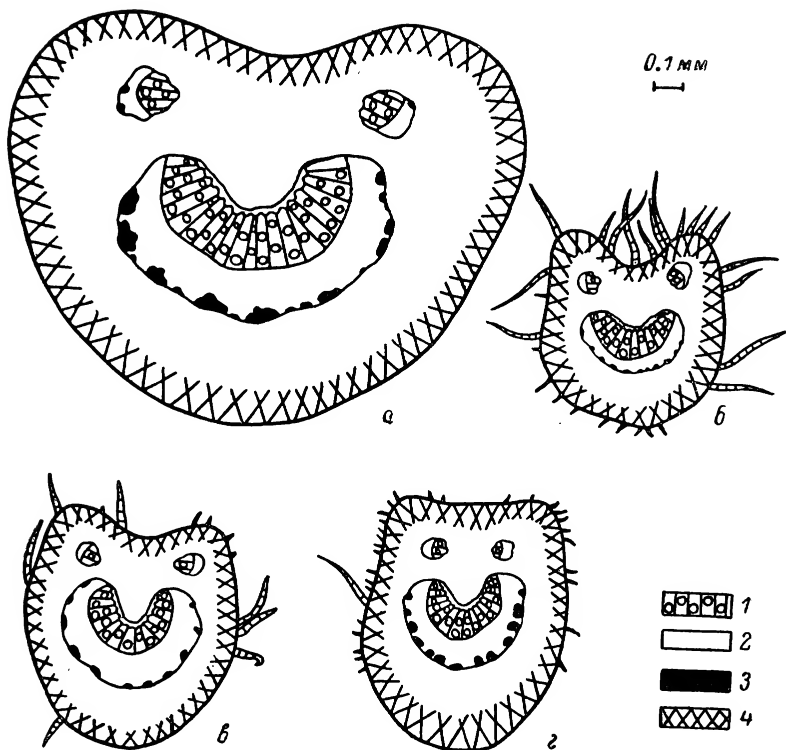


Рис. 3. Схема поперечного среза черешка в средней части.

а — *Cerasus sachalinensis*, *б* — *C. kurilensis*, *в* — *C. maximowiczii*, *г* — *Padus maackii*; *1* — ксилема, *2* — флоэма, *3* — волокна первичной флоэмы, *4* — колленхима.

Листья (6.2×3.4—11.5×5.5 см) морщинистые, опушенные. Форма листа овальная, удлиненно-овальная, ланцетная, широкоовальная, яйцевидная, обратнояйцевидная с коротко (0.6 см) или значительно (1.9 см) вытянутым остроконечием и клиновидным, реже дуговидным основанием. Край листовой пластинки двоякопильчатый. Черешок тонкий или средней толщины, от 0.8 до 1.9 см дл., покрыт желтоватыми короткими волосками, прилистники ланцетные, от 0.8 до 1.2 см дл.

Мезофилл листа 5-слойный, состоящий из 2 слоев палисадной и 3 слоев губчатой ткани. Пластинка листа тонкая (132—152 мкм). Клетки первого слоя палисадной ткани высокие (41—60 мкм; рис. 1, *в*). Проекция клеток верхней эпидермы многоугольная (рис. 2, *в*). У образца М-2 она близка к распластанной. Контур клеточных стенок прямолинейный, иногда прямолинейно-округлый, у образца М-2 — округло-извилистый. Клетки верхней эпидермы у *C. maximowiczii* крупные (400 клеток на 1 мм^2). Проекция клеток нижней эпидермы распластанная (рис. 2, *в*), у образца М-2 близка к распластанной. Контур клеточных стенок извилистый. Устьичный аппарат аномоцитного типа, устьица мелкие (20—21×12—13 мкм), за исключением образца М-2 (31.3×18.4 мкм). Особо следует заметить, что у образца М-2 были обнаружены, хотя и редко, железки, обычно присущие *Padus maackii*. Волоски расположены вдоль жилок, довольно редко, длинные, многоклеточные, копьевидной формы.

Форма черешка на поперечном срезе округло-треугольная или округлая, с глубокой выемкой на адаксиальной стороне. Проводящая система 3-пучковая (рис. 3, *в*), но могут встречаться и 2, и 1 пучок. По периферии флоэмы небольшими группами расположены клетки с одревесневшими оболочками, очень часто встречаются крупные клетки, заполненные яркоокрашенным содержимым. Колленхима 4-слойная. Имеется хлоренхима. Клетки коры колленхиматозного типа, но оболочки их более тонкие, чем у вышеописанных видов. В клетках коры встречаются друзы оксалата кальция. Размеры клеток эпидермы и кол-

ленхимы практически одинаковые, однако у образца М-2 эпидермальные клетки в 2—3 раза мельче клеток колленхимы. Черешок опушен длинными многоклеточными волосками, а у образца М-2 они короткие и 1-клеточные.

По сравнению с другими видами у *C. maximowiczii* выявлены значительные различия по анатомическим признакам. Высота клеток верхней эпидермы у образца М-2 вдвое меньше, чем у образцов М-1 и М-3. Опушение нижней поверхности листа у образца М-2 в отличие от образцов М-1 и М-3 представлено длинными 2—3-клеточными волосками, верхняя поверхность покрыта широкими в основании 1-клеточными волосками конусовидной формы. Кроме того, у образца М-2 были выявлены железки. Все эти признаки характерны для вида *Padus maackii*.

Padus maackii, черемуха Маака, — дерево от 6 до 15 м выс., диаметр ствола достигает 45 см.

Листья темно-зеленые, снизу покрыты плоскими желтоватыми смолистыми железками, опушены. Листья варьируют от очень мелких (5.2×1.7) до крупных (12.6×5.6 см). Форма листа удлиненно-овальная, ланцетная, яйцевидная, удлиненно-яйцевидная, удлиненно-обратнояйцевидная, широкоовальная с коротко (0.5) или значительно (1.9 см) вытянутым остроконечием и округлым или дуговидным основанием. Край листовой пластинки мелкопильчатый или двоякопильчатый. Черешок 0.9—1.9 см дл. (реже 2.8), опушен.

Пластинка листа *P. maackii* тонкая (140 мкм). Мезофилл 4—5-слойный, столбчатая ткань 2-слойная, второй слой иногда со значительными межклетниками. Клетки верхнего слоя столбчатой ткани высокие (55.2×9.1 мкм). Губчатая ткань с очень крупными межклетниками (рис. 1, *г*).

Эпидерма, как у видов *C. sachalinensis* и *C. kurilensis*, может быть «2-слойной». Эпидермальные клетки низкие (21 мкм). Проекция клеток верхней и нижней эпидермы близка к распластанной, контур клеточных стенок извилистый. Клетки верхней эпидермы довольно мелкие — 990 на 1 мм² (рис. 2, *г*). Волоски на верхней эпидерме короткие, но широкие в основании, 1-клеточные, конусовидной формы, расположены довольно густо. Основные эпидермальные клетки нижней эпидермы немного мельче, чем верхней (1270 клеток на 1 мм²). Устьичный аппарат аномоцитного типа, устьица довольно крупные (27.4×17.7 мкм). Железки многочисленные, расположены по жилкам, инжировидной формы, многоклеточные. Наружный слой головки железки образован длинными прозрачными клетками, сложенными наподобие долек апельсина. Внутренняя часть состоит из мелких клеток округлой формы, заполненных желто-оранжевым содержимым. Железки выделяют на поверхность листа смолистые вещества. Интересно отметить, что данный вид не поражается болезнями и вредителями. Опушение представлено 2—3-клеточными волосками, встречаются и 1-клеточные волоски.

Форма черешка на поперечном срезе округло-треугольная с выступающими латеральными сторонами. Проводящая система состоит из 1 крупного центрального пучка и 2 мелких, расположенных в выступах черешка на адаксиальной стороне. Хлоренхима имеется. Клетки коры содержат большое количество кристаллов оксалата кальция. Оболочки их слабо утолщены. Колленхима 4-слойная. Слои клеток колленхимы и коры четко различаются. Эпидермальные клетки в 2 раза мельче клеток колленхимы. Опушение представлено волосками 2 типов: чаще волоски 1-клеточные щетинистой формы, реже длинные многоклеточные (рис. 3, *г*).

Обсуждение

Проведенное исследование морфологических особенностей видов *C. sachalinensis*, *C. kurilensis* и *C. maximowiczii* свидетельствует о наличии большого внутривидового полиморфизма. В районах совместного произрастания *C. sachalinensis* и *C. kurilensis*, *C. sachalinensis* и *C. maximowiczii*, *C. maximowiczii* и *P. maackii* в одних и тех же экологических нишах были обнаружены образцы по своим морфологическим признакам явно гибридного происхождения. Кроме того, показано различие материковых и островных форм в пределах каждого вида (Царенко, 1979, 1980, 1982).

Изучение анатомических особенностей строения листа подтвердило внутривидовой полиморфизм и наличие гибридных форм у видов вишни. Так, у образца *C. maximowiczii* М-2 проекция клеток эпидермы близка к распластанной, волоски на верхней эпидерме 1-клеточные, на нижней 2—3-клеточные, эпидермальные клетки черешка вдвое мельче клеток колленхимы. Особо следует выделить тот факт, что у образца М-2 обнаружены, хотя и редко, железки, присущие *P. maackii*. Наличие таких сходных с *P. maackii* и отличных от остальных видов вишни признаков может быть объяснено лишь гибридным происхождением образца М-2. Вероятно, в природе есть значительное число подобных гибридов, поскольку оба вида имеют сходные фенологические ритмы развития и ареал. Видимо, наличие таких легко возникающих гибридов и послужило поводом для объединения *C. maximowiczii* с родом *Padus* (Соколов, 1954).

Легкая скрещиваемость *C. maximowiczii* и *P. maackii* может быть объяснена и их общим происхождением. Г. В. Еремин (1985) считает, что у черемухи Маака был общий предок с видами вишни, который дал начало как диплоидным видам — вишне пенсильванской, вишне Максимовича, антипке (*C. mahaleb*), так и тетраплоидному виду — черемухе Маака. Однако по анатомическим признакам лист у *C. maximowiczii* и *P. maackii* имеет различия по высоте и размеру клеток верхней эпидермы, форме клеток верхней и нижней эпидермы, величине устьиц, строению волосков, величине клеток колленхимы и эпидермы черешка.

Виды вишни *C. sachalinensis*, *C. kurilensis*, *C. maximowiczii* имеют мезоморфное строение листа: пластинка тонкая, мезофилл дорсивентральный, малослойный, межклетники в губчатой ткани крупные.

В строении листа дальневосточных видов вишни выявлена особенность, на которой следует остановиться подробнее. Верхний слой палисадной ткани состоит из клеток, которые в 2—3 раза выше клеток второго слоя. Такая же особенность в строении мезофилла была выявлена ранее у одного из видов рода *Louiseania* Carr. — *L. triloba* (Lindl.) Pachom. (Соколова, 1980). Кроме того, *L. triloba* и дальневосточные вишни характеризуются одинаковыми размерами и формой эпидермальных клеток. Распластанная форма клеток нижней эпидермы, их сравнительно крупные размеры отмечены А. А. Юшевым (1973) для другого вида вишни — *C. vulgaris* Mill. — и вишне-черешневых гибридов. В литературе (Еремин и др., 1985) указывается сходство *L. triloba* с *Microcerasus glandulosa* (Thunb.) Roem. по анатомическим и морфологическим признакам. Интересно отметить, что аналогичное вишням строение мезофилла листа присуще исследованному нами виду *Padus maackii*. Однако утверждать, что это является свидетельством родства *Padus maackii* и *Cerasus maximowiczii* или же подобное строение мезофилла свойственно другим видам черемух, в настоящее время мы не можем, так как сравнительно-анатомические данные по роду *Padus* отсутствуют.

Дальневосточные виды вишни имеют одинаковый тип строения черешка. Проводящая система 3-пучковая, реже 1—2-пучковая. Такое строение черешка характерно для *Padus maackii*, а также для *Cerasus vulgaris*, *Padus avium*, *Laurocerasus officinalis* (Николаевский, 1976), *Prunus nigra* (Корешева, Витковский, 1974). У видов рода *Armeniaca* (Соколова, 1980) и *Amygdalus* (Быкова, 1970) черешки 1-пучковые. Колленхима состоит из небольшого числа слоев, клетки коры колленхиматозного типа, нет резкой границы между слоями колленхимы и коры. В выступах черешка на адаксиальной и по латеральным сторонам имеется хлоренхима. Волоски длинные многоклеточные и короткие 1-клеточные.

Виды вишни различаются по таким признакам, как толщина пластинки листа, мезофилла, палисадной и губчатой тканей, размер клеток эпидермы и устьиц, интенсивность опушения пластинки листа и черешка, размер клеток колленхимы и эпидермы черешка. Так, *Cerasus maximowiczii* отличается от *C. sachalinensis* и *C. kurilensis* более крупными клетками верхней и нижней эпидермы, более мелкими устьицами, тонкой пластинкой листа.

Наиболее сходны по анатомическим и морфологическим признакам виды *C. sachalinensis* и *C. kurilensis*. Они имеют самые толстые пластинки листа и мезофилл, довольно крупные устьица, длинные многоклеточные волоски, клетки верхней эпидермы листа у них могут быть 2-слойными, а клетки колленхимы черешка в 2—3 раза мельче эпидермальных клеток. Однако оба вида имеют

и различия. Виды различаются по высоте клеток верхней эпидермы, размерам устьиц, размерам черешка на поперечном сечении и интенсивности опушения черешка.

Таким образом, изучение морфологических особенностей дикорастущих вишен советского Дальнего Востока свидетельствует о наличии их большого внутривидового полиморфизма. В районах совместного произрастания в одних и тех же экологических нишах были найдены особи по своим морфологическим признакам явно гибридного происхождения. Показано различие материковых и островных форм у каждого из видов.

По анатомическому строению листа виды *Cerasus sachalinensis*, *C. kurilensis*, *C. maximowiczii* характеризуются сходным типом строения эпидермы, устьичного аппарата, мезофилла и черешка. Отличия между видами носят количественный характер и касаются толщины пластинки листа и его тканей, размеров клеток эпидермы, высоты слоя клеток эпидермы, интенсивности опушения пластинки листа и черешка, размеров клеток эпидермы и колленхимы черешка.

Вид *Cerasus maximowiczii* как по морфологическим, так и по анатомическим признакам не выделяется среди других видов вишни, что не подтверждает перенос данного вида из рода *Cerasus* в род *Padus*.

Наиболее сходными видами по анатомическим и морфологическим признакам являются *C. sachalinensis* и *C. kurilensis*.

ЛИТЕРАТУРА

Быкова Н. Б. Сравнительно-анатомическое изучение побегов видов рода *Amygdalus* L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ташкент, 1970. 30 с. — *Еремин Г. В.* Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. М.: Агропромиздат, 1985. 279 с. — *Еремин Г. В., Юшев А. А., Новикова Л. Н.* Род *Louiseania* Carr. и его селекционное значение. — Бюл. ВИР, 1985, вып. 147, с. 31—35. — *Комаров В. Л.* Избр. соч. Т. 4. Флора Маньчжурии. Ч. 2. М.; Л., 1950. 766 с. — *Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н.* Определитель растений Дальневосточного края. Т. 2. Л.: Изд-во АН СССР. 1932. — *Корешева Р. Н., Витковский В. Л.* Сравнительно-анатомическое исследование листа некоторых видов *Prunus* Mill. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 10, с. 1505—1515. — *Николаевский В. Г.* Количественно-анатомические параметры черешка и листовой пластинки некоторых видов сливовых (*Prunoideae*) в связи с их экологическими особенностями. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 3, с. 360—368. — *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 287 с. — *Соколов С. Я.* Род *Padus* Mill. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 758—775. — *Соколова Е. А.* Сравнительно-анатомическое изучение видов родов *Armeniaca* Scop. и *Louiseania* Carr. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1980, т. 67, № 11, с. 63—74. — *Царенко В. П.* Вишня сахалинская. — Садоводство, 1979, № 12, с. 32—34. — *Царенко В. П.* Дальневосточные виды *Cerasus* Mill. и их селекция. — Раст. ресурсы, 1980, т. 16, № 4, с. 534—537. — *Царенко В. П.* Дальневосточные виды косточковых и перспективы их использования в селекции. — Бюл. ВИР, 1982, вып. 123, с. 10—12. — *Царенко В. П.* Вишня Максимовича. — Садоводство, 1984, № 1, с. 27. — *Юшев А. А.* Эпидермис листа в систематике вишни. — Бюл. ВИР, 1973, вып. 30, с. 81—87.

Всесоюзный научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова, Владивосток.

Получено 13 VIII 1986.

УДК (582.341+582.475) 634.94 (470.21/.25) Бот. журн., т. 72, № 11

С. Г. Самбук

ОЛИГОТРОФНЫЕ СФАГНОВЫЕ СОСНОВЫЕ ЛЕСА НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

S. G. SAMBUK. OLIGOTROPHIC SPHAGNUM PINE FORESTS OF THE NORTH-WEST OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR

Сравниваются классификации сфагновых сосняков, выполненные в СССР и за рубежом.

Заболоченные сфагновые сосновые леса широко распространены в лесной зоне европейской части СССР. За пределами нашей страны значительные массивы сфагновых сосняков встречаются в Северо-Восточной Польше и на Скандинавском п-ове. В границах всего ареала сфагновые сосновые леса характеризуются однообразием состава и строения. Поэтому представляет интерес сравнить классификации сфагновых сосняков, выполненные в СССР и за рубежом.

Сторонники флористического направления в классификации растительности относят все заболоченные сфагновые сосновые леса к одной ассоциации — Vaccinio uliginosi—Pinetum Kleist 1929 (класс Vaccinio — Piceetea Br.-Bl. 1939). Подробный анализ ассоциации для территории Польши провел A. Czerwinski (1970). В качестве дифференциальных видов ассоциации он указал *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia*, *Polytrichum strictum*, *Aulacomnium palustre* и *Sphagnum magellanicum*, отмечая, что фитоценотические оптимумы багульника и голубики находятся в пределах амплитуды данной ассоциации. На основании флористических различий Czerwinski выделил 2 субассоциации: V. u.—P. molinietosum и V. u.—P. typicum. Первая связана с торфянистыми и мелкими торфяными почвами, а вторая встречается в экотопах, где мощность торфяного горизонта достигает метра и более. В субассоциации typicum древесный ярус сложен исключительно *Pinus sylvestris*, подлесок отсутствует, *Picea abies* и *Betula pubescens* встречаются только в подросте. В травяно-кустарничковом ярусе в варианте с *Sphagnum palustre* доминирует *Vaccinium myrtillus*, а в варианте с *Vaccinium uliginosum* — *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum*. В первом варианте в моховом ярусе преобладает *Sphagnum fallax*, во втором — *S. magellanicum*. Субассоциация molinietosum отличается участием ели и березы в древесном ярусе, присутствием *Salix aurita*, *Frangula alnus* и *Juniperus communis* в разреженном подлеске; *Molinia caerulea*, *Carex nigra* и *Luzula pilosa* — в травяно-кустарничковом ярусе, а доминирует в этом ярусе *Vaccinium myrtillus*. В моховом покрове преобладает *Sphagnum fallax*, обильны зеленые мхи.

Кроме перечисленных, в Польше выделена субассоциация приморских сфагновых сосняков V. u.—P. ericetosum tetralicis с дифференциальными видами *Erica tetralix*, *Myrica gale*, *Carex arenaria*, *Salix arenaria*, *Listera cordata* и *Empetrum nigrum* (Wojterski, 1964; W. Matuszkiewicz, J. Matuszkiewicz, 1973).

Сфагновые сосновые леса Скандинавии отличаются от сообществ, описанных в Польше, флористически и по некоторым доминантам. В них редко встречается *Ledum palustre*, обильный только на востоке Скандинавского п-ова (Almquist, 1929); значительную роль в сложении травяно-кустарничкового яруса играют *Betula nana*, не отмеченный в сфагновых сосняках Польши, и *Rubus chamaemorus*, редко встречающийся в Польше. Моховой ярус также несколько отличается по набору видов сфагновых мхов. Здесь более обильны *Sphagnum angustifolium* и *S. nemoreum*. В остальном сфагновые сосняки Скандинавии имеют много общего с сообществами Польши, и их принято считать географическим вариантом ассоциации Vaccinio uliginosi—Pinetum (Dahl et al., 1967; Kielland-Lund, 1971; Aune, 1973).

Таким образом, взгляды зарубежных исследователей на синтаксономическую принадлежность сфагновых сосняков совпадают. В противоположность этому в отечественной литературе можно отметить по крайней мере две точки зрения на классификацию заболоченных сфагновых сосняков. Некоторые иссле-

дователи считают, что доминирование любого вида в травяно-кустарничковом или моховом ярусе является достаточным основанием для выделения растительной ассоциации. Так, при анализе сосново-пушицево-сфагновых сообществ Украинского Полесья по доминирующим видам мохового яруса было выделено 11 ассоциаций (Григора, 1969). Причем в большинстве это виды близкой экологии, например *Sphagnum magellanicum* и *S. angustifolium*. Результатом применения такого подхода явилось выделение среди сфагновых сосняков олиготрофного ряда заболачивания в европейской части СССР 10 ассоциаций, отличающихся друг от друга видами — доминантами травяно-кустарничкового яруса (Рысин, 1975). Однако по положению в сукцессионных и эколого-фитоценотических рядах большинство ассоциаций не различается, что свидетельствует об излишней дробности выделенных единиц.

Более крупные единицы при классификации сфагновых сосняков предложил выделять Н. Я. Кац (Katz, 1926). В работе, посвященной анализу сфагновых болот центральной России, он провел ординацию видов болот и заболоченных лесов по градиентам влажности (уровню грунтовых вод) и трофности (зольности торфа) и показал, что у доминирующих видов сфагновых сосняков (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum magellanicum*, *S. recurvum*) участки фитоценотических амплитуд, где эти виды имеют максимальное обилие, значительно перекрываются. На основании этого в одну ассоциацию были объединены сообщества, в травяно-кустарничковом и (или) моховом ярусе которых доминировали различные, но экологически близкие виды. Примером может служить его ассоциация Pinus sylvestris—Ledum palustre—Chamaedaphne calyculata—Sphagnacea, где в травяно-кустарничковом ярусе могут доминировать *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, а в моховом — *Sphagnum magellanicum* и *S. recurvum* (*S. fallux* и *S. angustifolium*).

Правомерность выделения крупных единиц при классификации заболоченных сосняков подтвердилась и в более поздних исследованиях. Так, при изучении взаимовлияний леса и болота в подзоне средней тайги было показано, что «различие в видовом составе кустарничкового покрова не является надежным индикатором производительности торфяной почвы и не имеет связи с таксационными показателями древостоев» (Пьявченко, Сибирева, 1962: 178).

Объединение в одну ассоциацию сообществ с разными доминантами в травяно-кустарничковом или моховом ярусах оправданно в случае фитоценотической замещаемости видов-доминантов. Если, например, в травяно-кустарничковом ярусе одного сообщества преобладает багульник, а другого — голубика, а остальные элементы этих ярусов в обоих сообществах одни и те же, то логично предположить, что доминанты влияют на сопутствующие виды одинаково, обладают примерно равноценным средообразующим эффектом, т. е. являются фитоценотически замещаемыми видами. Такие сообщества следует относить к одной растительной ассоциации.

К аналогичному выводу можно прийти при рассмотрении межъярусных отношений. Очевидно, в заболоченных сосняках со сплошным сфагновым покровом эдификаторным по отношению к травяно-кустарничковому, формирующим условия, к которым приспосабливаются растения этого яруса, следует считать моховой ярус. Если в сравниваемых сообществах доминирующие виды мохового яруса различны, а видовой состав и покрытие видов травяно-кустарничкового яруса сходны, то доминанты мохового яруса можно рассматривать как фитоценотически замещаемые, а сообщества относить к одной ассоциации. Анализ литературных данных показывает, что фитоценотическая замещаемость широко распространена среди сфагновых мхов. Так, *Chamaedaphne calyculata* может доминировать в травяно-кустарничковом ярусе, когда в моховом преобладает *Sphagnum russowii* (Колесников, 1985) или *S. nemoreum* (Ф. В. Самбук, 1932; Колесников, 1985), или *S. fuscum* (Леонтьев, 1937), или *S. girgensohnii* (Андреев, 1935; Курнаев, 1969), или *S. angustifolium* (Ф. В. Самбук, 1932; Леонтьев, 1937; Яковлев, Воронова, 1959; Колесников, 1985), или *S. magellanicum* (Богдановская-Гиенэф, 1928; Ф. В. Самбук, 1932; Яковлев, Воронова, 1959); *Ledum palustre* — *S. nemoreum* (Ф. В. Самбук, 1932), *S. fuscum* (Полуяхтов, 1958; Сабуров, 1972), *S. angustifolium* (Богдановская-Гиенэф,

1928; Темноев, 1940; Юркевич, Ловчий, 1984), *S. magellanicum* (Темноев, 1940; Юркевич, Ловчий, 1984) и т. д. Поэтому выделение крупных единиц при классификации сфагновых сосняков представляется еще более оправданным.

Изложенные положения были использованы при классификации сфагновых сосновых лесов Северо-Запада. Материалом для работы послужили 80 геоботанических описаний, выполненных в 1977—1986 гг. в ходе маршрутных исследований сотрудниками Северо-Западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинградской, Псковской, Новгородской областях и в южных районах Карельской АССР. Автор искренне благодарит В. И. Василевича и Т. В. Бибикову, принимавших активное участие в сборе материала, и Е. О. Кузьмину, определившую гербарий сфагновых мхов.

Описанные сообщества были отнесены к 2 растительным ассоциациям — Pinetum ledoso-sphagnosum и P. myrtilloso-sphagnosum. Основанием для первоначального разделения описаний на 2 группы послужили доминирующие виды травяно-кустарничкового яруса. В первой группе доминируют болотные кустарнички и пушица влагалищная, во второй — черника. В дальнейшем были выявлены и другие различия, позволившие рассматривать эти группы как растительные ассоциации, различающиеся по видовому составу, строению, положению в эколого-фитоценотических и сукцессионных рядах (табл. 1). В сообществах ассоциации P. ledoso-sphagnosum древесный ярус сформирован исключительно сосной, подлесок отсутствует. В травяно-кустарничковом ярусе встречаются практически только виды олиготрофных болот и заболоченных лесов. Моховой ярус сложен *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum*. В сообществах ассоциации P. myrtilloso-sphagnosum в древесном ярусе отмечена примесь березы и ели. Разреженный подлесок сформирован *Sorbus aucuparia* и *Frangula alnus*. В травяно-кустарничковом ярусе наряду с болотными присутствуют виды, встречающиеся на минеральных почвах. В моховом ярусе, кроме *Sphagnum angustifolium*, обильны *S. girgensohnii* и *Polytrichum commune*.

Обе ассоциации относятся к группе Pineta sphagnosa (сосняки сфагновые), выделенной В. Н. Сукачевым (1927).

Ассоциация Pinetum ledoso-sphagnosum (сосняк багульниково-сфагновый) выделена по 66 описаниям (табл. 2). Сообщества этого типа часто встречаются по окраинам болотных массивов, на плоских пониженных водораздельных равнинах и по отрицательным формам рельефа с близким залеганием грунтовых вод. Практически всегда они подстилаются торфяным горизонтом мощностью от 20 см до 2 м и более. Сосна является здесь коренной породой и формирует древесный ярус сомкнутостью 0.3—0.7 и высотой от 8—12 до 16—22 м. Подрост сосны редкий и угнетенный. На стадии подроста отмечены также береза и ель. Ярус кустарников не выражен. Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 30—90 %) сложен в основном 4 видами. Это *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata* и *Eriophorum vaginatum*, которые постоянно встречаются вместе в различных количественных соотношениях. Было сделано предположение, что данные виды фитоценотически замещают друг друга. Для проверки этого предположения по доминантам травяно-кустарничкового яруса было выделено 4 группы описаний и в них вычислены средние покрытия видов (табл. 3).

Затем группы попарно сравнивали, чтобы выяснить, отличаются ли в группах с разными доминантами покрытия остальных видов. Для оценки достоверности различий использовался критерий (t) Стьюдента. Вычисленные значения t ни в одном случае не превышали 0.05. Это означает, что покрытия видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов в группах, где доминируют багульник или пушица, голубика или хамедафна, достоверно не различаются. Следовательно, 4 указанных вида можно считать фитоценотически замещаемыми и сообщества, где они доминируют, правомерно относить к одной ассоциации.

Кроме отмеченных, в травяно-кустарничковом ярусе ассоциации встречаются также *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Andromeda polifolia*, *Melampyrum pratense*, *Carex globularis* и др.

Сплошной моховой ярус сформирован в основном 2 видами — *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum*. Их фитоценотическая замещаемость подтверж-

ТАБЛИЦА 1

Фитоценотическая характеристика ассоциаций олиготрофных сфагновых сосновых лесов Pinetum ledoso-sphagnosum и P. myrtilloso-sphagnosum

	Pinetum ledoso-sphagnosum	Pinetum myrtilloso-sphagnosum
Мощность торфяного горизонта (см)	20—250	0—30
Древесный ярус:		
высота, м	8—22	15—25
сомкнутость	0.3—0.7	0.5—0.7
Pinus sylvestris	V 46	V 44
Betula pubescens	I 1	V 12
Picea abies	I +	IV 2
Подрост и подлесок		
Pinus sylvestris	IV 1	II +
Betula pubescens	IV 1	V 2
Picea abies	II +	IV 2
Sorbus aucuparia		III 2
Frangula alnus		I +
Травяно-кустарничковый ярус		
Ledum palustre	V 18	V 1
Chamaedaphne calyculata	V 6	III +
Vaccinium uliginosum	V 10	V 2
V. myrtillus	IV 1	V 35
V. vitis-idaea	IV 1	V 3
Eriophorum vaginatum	V 12	III +
Andromeda polifolia	IV +	I +
Oxycoccus palustris	IV 2	II +
Melampyrum pratense	IV +	IV +
Carex globularis	II 1	IV 2
Molinia caerulea		III +
Lerchenfeldia flexuosa		II +
Trientalis europaea		II +
Carex nigra		II +
Equisetum sylvaticum		I +
Calamagrostis canescens		I +
Luzula pilosa		I +
Dryopteris carthusiana		I +
Orthilia secunda		I +
Maianthemum bifolium		I +
Моховой ярус		
Sphagnum magellanicum	V 12	III 6
S. angustifolium	V 67	III 37
Pleurozium schreberi	IV 5	V 5
Polytrichum strictum	IV 1	I 1
P. commune	II 1	IV 5
Dicranum polysetum	III 1	V 2
D. scoparium	I +	III +
Sphagnum girgensohnii	I +	III 25
Hylocomium splendens		II +

П р и м е ч а н и е. Римские цифры — классы постоянства, арабские — средние значения покрытий видов.

ТАБЛИЦА 2

Ассоциация Pinetum ledoso-sphagnosum (конкретные описания)

	Номер описания и год выполнения								
	201, 1984	6К, 1984	423, 1986	503, 1986	414, 1985	423, 1985	18К, 1983	371, 1984	461, 1986
	Мощность торфяного горизонта, см								
	60	40	100	150	100	80	120	50	150
Древесный ярус (*Pinus sylvestris*):									
высота, м	20	18	14	20	13	16	20	16	12
сомкнутость	0.5	0.5	0.4	0.5	0.7	0.6	0.7	0.5	0.4
диаметр стволов, см	25	22	13	30	30	16	20	20	15
Подрост и подлесок									
Betula pubescens	+	3	+	5		5		2	+
Pinus sylvestris	+			1			+		1
Picea abies			3	+				1	5
Salix cinerea		+					+		
Травяно-кустарничковый ярус									
Ledum palustre	40	60	5	3	5	+	10	10	5
Vaccinium uliginosum	15	5	50	40	+	5	10	5	5
Chamaedaphne calyculata	10	3	3	3	50	40	+	+	10
Eriophorum vaginatum	3	1	5	1	10	20	30	20	3
Rubus chamaemorus	+		1	25					30
Vaccinium myrtillus	+	+	10	20	+		3	+	15
V. vitis-idaea	+	5	3	3	1	5	+	+	+
Oxycoccus palustris	+	+	1	+	1	+		1	+
Melampyrum pratense	+				1	+		+	+
Calluna vulgaris	5	1						+	+
Empetrum nigrum	1		+					1	
Andromeda polifolia	+			+					+
Carex globularis		5		+			5	1	
C. pauciflora			+						+
C. lasiocarpa	+						+		
Drosera rotundifolia						+			
Мохово-лишайниковый ярус									
Sphagnum magellanicum	15	10	40	50	40	30	10	+	50
S. angustifolium	70	60	50	30	40	50	80	90	30
S. nemoreum		20		15			+		15
Pleurozium schreberi	+	1	+	1	10	10	+	1	+
Dicranum polysetum	+				5	3	+		
Aulacomnium palustre	+		+		+				
Polytrichum strictum		1	+	3	5	5		+	+
P. commune	+	5					5		
Cladina rangiferina	+				+	+			

ТАБЛИЦА 3

Проективные покрытия видов в группах описаний с разными доминантами в травяно-кустарничковом ярусе

	Названия сравниваемых групп по доминирующим видам			
	Ledum palustre	*Vaccinium uliginosum*	*Chamaedaphne calyculata*	*Eriophorum vaginatum*
Ledum palustre	49	6	5	7
Vaccinium uliginosum	8	44	8	6
Chamaedaphne calyculata	5	4	50	5
Eriophorum vaginatum	4	6	4	33
Vaccinium myrtillus	1	1	2	2
V. vitis-idaea	1	2	1	2
Andromeda polifolia	+	+	+	+

	Названия сравниваемых групп по доминирующим видам			
	Ledum palustre	*Vaccinium uliginosum*	*Chamaedaphne calyculata*	*Eriophorum vaginatum*
Oxycoccus palustris	1	+	+	1
Sphagnum magellanicum	11	18	15	13
S. angustifolium	66	70	73	62
Pleurozium schreberi	5	4	3	3
Dicranum polysetum	1	1	1	+
Polytrichum strictum	1	+	1	1

дается данными табл. 4, в которой представлены результаты сравнения покрытий видов в 2 группах описаний, где доминируют *S. angustifolium* или *S. magellanicum* (табличное значение критерия Стьюдента равняется 2.00).

ТАБЛИЦА 4

Проективные покрытия видов в группах описаний, где доминирует *Sphagnum angustifolium* (1) и *S. magellanicum* (2), и вычисленные значения критерия (*t*) Стьюдента

Вид	1	2	*t*
Ledum palustre	21	17	1.43
Eriophorum vaginatum	10	13	1.38
Vaccinium uliginosum	9	14	1.90
Chamaedaphne calyculata	5	7	1.72
Vaccinium myrtillus	1	2	1.93
V. vitis-idaea	2	1	1.26
Andromeda polifolia	+	+	1.35
Oxycoccus palustris	2	1	1.95
Pleurozium schreberi	4	6	1.81
Dicranum polysetum	1	+	1.54
Polytrichum strictum	+	1	1.62
Sphagnum angustifolium	81	27	5.32
S. magellanicum	8	51	6.55

Очевидно, в сфагновых сосняках наблюдается наибольшее перекрывание их фитоценотических амплитуд, так как здесь *S. magellanicum* и *S. angustifolium* всегда встречаются вместе и часто бывает трудно установить, какой из 2 видов преобладает. Реже и с меньшим покрытием в моховом ярусе встречаются *S. nemoreum*, *S. russowii*, *S. fuscum* и *S. fallax*. На повышениях микрорельефа, который в той или иной степени обычно выражен в сфагновых сосняках, отмечены *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum strictum*.

Сообщества ассоциации широко распространены по всему Северо-Западу и неоднократно описывались здесь ранее. Учитывая замещаемость доминантов, к данной ассоциации следует отнести ассоциации Pinus sylvestris f. uliginosa-Ledum palustre—Sphagnum angustifolium-magellanicum (Богдановская-Гиенэф, 1928; Чернова-Лепилова, 1928), Pinus sylvestris f. uliginosa—Chamaedaphne calyculata—Sphagnum magellanicum, Pinus sylvestris f. uliginosa—Eriophorum vaginatum—Sphagnum magellanicum (Богдановская-Гиенэф, 1928), Pinetum eriophoroso-sphagnosum (Смирнова, 1928), P. cassandroso-ledosum и P. sphagnosum (Цинзерлинг, 1932), а также сосняк сфагново-голубичный (Ниценко, 1960) и сосняк кустарничково-сфагновый (Дмитриева, 1973).

За пределами района исследований ассоциация описана в Украинском Полесье (Мякушко, 1978; Шеляг-Сосонко и др., 1982), Белоруссии (Юркевич, Ловчий, 1984), Брянской и Смоленской областях (Гроздов, 1940), а также

в Ярославской (Темноев, 1940; Курнаев, 1969), Свердловской (Полуяхтов, 1958), Вологодской (Гаврилов, Карпов, 1962) и Архангельской (Соколова, 1935; Леонтьев, 1937; Сабуров, 1972) областях; широко распространена в Карелии (Яковлев, Воронова, 1959) и Коми АССР (Ф. В. Самбук, 1932; Андреев, 1935; Корчагин, 1940; Колесников, 1985). В качестве примеров зарубежной части ареала Pinetum ledoso-sphagnosum можно привести ассоциации Pinus sylvestris—Ledum palustre—Sphagnum angustifolium и Pinus sylvestris—Eriophorum vaginatum—Sphagnum angustifolium из центральной Швеции (Almquist, 1929) и вариант с *Vaccinium uliginosum* субассоциации Vaccinio uliginosi—Pinetum typicum из Северо-Восточной Польши (Czerwinski, 1970).

В недавно опубликованной статье В. Ю. Нешатаев (1985) приводит для Ленинградской обл. в группе Pineta sphagnosa 2 ассоциации: Pinetum sphagnosum и P. caricoso-eriophorosum. Первая аналогична Pinetum ledoso-sphagnosum, выделенной в настоящей работе. В качестве дифференциальных признаков второй Нешатаев указывает присутствие видов группы сабельника (*Carex lasiocarpa*, *Phragmites australis*, *Eriophorum polystachyon*, *Menyanthes trifoliata*) и примесь *Betula pubescens* в древостое. Однако в описаниях З. Н. Смирновой (1928 : 216—217, № 74, 75, 77—79), на которые ссылается Нешатаев (с. 1365) при выделении ассоциации, примеси березы в древостое нет, отсутствует она и в описании № 2 (с. 1364), приводимом в качестве типового для ассоциации. Это не случайно. Дело в том, что экологический ареал ассоциации лежит в основном за пределами экологического ареала массового распространения *Betula pubescens*, что хорошо видно на рисунке (с. 1363) в работе Нешатаева. Поэтому примесь в древостое *B. pubescens* не может служить дифференциальным признаком при выделении ассоциации. Виды группы сабельника не играют существенной роли в сложении травяно-кустарничкового яруса ассоциации. В каждом описании их отмечено 2—3 с покрытием 0.4—0.8 %. А доминирует в этом ярусе *Eriophorum vaginatum* (покрытие до 50 %), которому сопутствуют *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris* (с. 1364). Это говорит о фитоценотической близости данных сообществ к ассоциации Pinetum ledoso-sphagnosum. На основании вышесказанного представляется правомерным включить описания Нешатаева (ассоциация P. carioso-eriophorosum) в Pinetum ledoso-sphagnosum.

Ассоциация Pinetum myrtilloso-sphagnosum (сосняк чернично-сфагновый) выделена по 14 описаниям (табл. 5). Сообщества ассоциации редко встречаются в районе исследований, но в местах своего распространения занимают значительные площади. Большинство описаний выполнено в Приладожской низменности на западном берегу Ладожского озера и на плоских понижениях рельефа на восточном берегу Онежского озера. Почвы под ними торфянисто-подзолистые глеевые песчаные и супесчаные. Мощность оторфованной подстилки может достигать 30 см. Древесный ярус (высота 15—25 м, сомкнутость 0.5—0.7) сформирован *Pinus sylvestris*, иногда со значительной примесью *Picea abies* и *Betula pubescens*. Ранее было показано (Самбук, 1984), что сосна и береза в сообществах ассоциации являются фитоценотически замещаемыми породами, и преобладание одной из них не может служить основанием для выделения отдельной ассоциации. Подрост сосны редкий и угнетенный, а березы и ели встречается чаще и отличается хорошей жизненностью. В разреженном подлеске отмечены *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*, *Salix cinerea*, *S. aurita* и *Juniperus communis*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает черника, обильны брусника и осока шаровидная, а болотные виды встречаются реже, чем в предыдущей ассоциации, и их суммарное покрытие не превышает 3—5 %. На определенную мезотрофитизацию условий указывает появление *Trientalis europaea*, *Calamagrostis canescens*, *Maianthemum bifolium*, *Molinia caerulea*, *Carex nigra*, *Dryopteris carthusiana*, *Orthilia secunda* и др.

В моховом покрове доминируют *Sphagnum girgensohnii* или *S. angustifolium*, покрытие каждого из них может достигать 80—90 %. Суммарное покрытие зеленых мхов, как правило, не превышает 10—15 %. Обилен и постоянно встречается *Polytrichum commune*.

В табл. 6 приведены значения критерия Стьюдента, полученные при сравнении средних покрытий видов по 2 группам описаний: в первой (6 описаний)

ТАБЛИЦА 5

Ассоциация Pinetum myrtilloso-sphagnosum (конкретные описания)

	Номер описания и год выполнения						
	88, 1982	1, 1977	506, 1984	14, 1978	37, 1978	217, 1978	509, 1985
Древесный ярус:							
высота, м	15	18	20	16	20	18	18
сомкнутость	0.5	0.5	0.6	0.7	0.6	0.6	0.6
Участие по породам							
Pinus sylvestris	7	10	10	5	7	10	10
Betula pubescens	3	+		3	3	+	
Picea abies	+	+		2	+	+	
Подрост и подлесок							
Betula pubescens	3	+	5	3	+	+	+
Picea abies	2	+	+	5		+	+
Pinus sylvestris		+	+		+		+
Sorbus aucuparia	+	+	+	1		+	
Frangula alnus	1			+			
Salix cinerea			+		+	+	
Травяно-кустарничковый ярус							
Vaccinium myrtillus	50	30	50	30	40	20	40
V. vitis-idaea	1	5	5	5	2	5	3
V. uliginosum	+	3		1	1	1	
Ledum palustre	+	1		2	+	+	
Carex globularis		8	5	+	+	1	5
Melampyrum pratense		2	1	2		+	
Eriophorum vaginatum	2				+		
Chamaedaphne calyculata		+		+	+		
Trientalis europaea	+			2		+	
Lerchenfeldia flexuosa				1		+	
Calamagrostis canescens		+				1	
Linnaea borealis				+			+
Equisetum sylvaticum			+		+		
Luzula pilosa		+		1			+
Molinia coerulea			+	1	+	10	
Orthilia secunda		+				+	
Dryopteris carthusiana	+				1		
Моховой ярус							
Sphagnum angustifolium	70	80	80			+	
S. girgensohnii				45	50	60	90
Polytrichum commune		3	5	15	+	5	30
Pleurozium schreberi	5	2	5	2	1	10	5
Dicranum polysetum	+	3		2	2	1	
D. scoparium	+			+	+		
Sphagnum magellanicum	1						

в моховом ярусе доминирует *Sphagnum girgensohnii*, во второй (8 описаний) — *S. angustifolium*.

Из табл. 6 видно, что у всех приведенных видов средние покрытия в группах с разными доминантами в моховом ярусе достоверно не различаются (табличное значение критерия Стьюдента при 95%-м доверительном уровне равняется 2.18). Следовательно, *Sphagnum angustifolium* и *S. girgensohnii* в сообществах ассоциации можно считать фитоценотически замещаемыми видами и не придавать синтаксономического значения преобладанию одного из них.

Положение ассоциации в сукцессионных рядах нельзя определить однозначно. Сообщества, описанные на Приладожской низменности, являются, очевидно, коренными, сформировавшимися на данной территории после отступления вод Ладожской трансгрессии. В подтверждение этого говорит строение торфяного горизонта, сложенного на всю глубину переходным, сосново-березовым, торфом. Вместе с тем участие ели в древесном ярусе, ее обиль-

ТАБЛИЦА 6

Проективные покрытия видов в группах описаний, где доминируют *Sphagnum girgensohnii* (1) и *S. angustifolium* (2), и вычисленные значения критерия (*t*) Стьюдента

Вид	1	2	*t*
Vaccinium myrtillus	34	39	1.44
V. vitis-idaea	3	2	1.38
V. uliginosum	3	2	1.87
Ledum palustre	1	2	1.58
Carex globularis	1	2	1.79
Chamaedaphne calyculata	+	+	1.91
Melampyrum pratense	1	+	1.50
Eriophorum vaginatum	+	1	2.00
Molinia caerulea	2	+	2.11
Polytrichum commune	10	6	2.14
Pleurozium schreberi	5	4	1.45
Dicranum polysetum	1	2	1.62
Sphagnum magellanicum	4	7	2.06

ное возобновление и существование корреспондирующей ассоциации в формации Piceeta свидетельствуют в пользу того, что некоторые сообщества ассоциации являются вторичными, возникшими на месте ельников.

В Ленинградской обл. ассоциация уже выделялась под таким же названием Е. В. Дмитриевой (1973), а в Горьковской обл. — С. Я. Соколовым (1931) под названием Pinetum sphagno-myrtillosum. В ранге группы ассоциаций рассматривает данный синтаксон Нешатаев (1985), выделяя 2 ассоциации: Pinetum myrtilloso-sphagnosum (girgensohnii) и P. trientaloso-sphagnosum (girgensohnii). Вторая ассоциация отличается от первой примесью *Populus tremula* в древостое и более значительным участием в формировании травяно-кустарничкового яруса видов группы майника (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Dryopteris carthusiana*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Luzula pilosa*). Вместе с тем ассоциации имеют много общего: одновозрастную структуру древостоя, обильную примесь *Betula pubescens* и *Picea abies* в древостое и подросте, идентичный подлесок (*Sorbus aucuparia*, *Salix cinerea*, *S. aurita*, *Frangula alnus*), одинаковые доминанты в травяно-кустарничковом (*Vaccinium myrtillus*) и моховом (*Sphagnum girgensohnii*) ярусах. Все это говорит о значительном фитоценотическом сходстве сообществ, правомерности их отнесения к одной ассоциации — Pinetum myrtilloso-sphagnosum.

В качестве примера зарубежной части ареала ассоциации приведем суббореальный вариант ассоциации Vaccinio uliginosi—Pinetum (субассоциация molinietosum), выделенный Czerwinski (1970) на северо-востоке Польши.

В заключение следует отметить, что, кроме охарактеризованных в настоящей работе олиготрофных сфагновых сосновых лесов, на Северо-Западе встречаются, правда значительно реже, мезотрофные сфагновые сосняки. Эти сообщества отличаются тем, что травяно-кустарничковый ярус в них в значительной степени сформирован мезо-евтрофными видами: *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Calamagrostis canescens*, *Equisetum fluviatile* и др. Обобщенное описание травяно-сфагнового сосняка (Pinetum herboso-sphagnosum) для подзоны южной тайги Ленинградской обл., выполненное по данным 15 конкретных геоботанических описаний, приведено в статье Нешатаева (1986). Этим исчерпывается синтаксономическое разнообразие группы ассоциаций Pineta sphagnosa на северо-западе европейской части СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. Лесная растительность южного Тимана. — Тр. полярной комиссии, 1935, т. 24, с. 7—64. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Растительный покров болот Русской Прибалтики. — Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та, 1928, № 5, с. 265—371. — *Гаврилов К. А., Карпов В. Г.* Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения

карбонатной морены. — Тр. ин-та леса и древесины, 1962, т. 52, с. 5—119. — *Григора И. М.* Сосново-пушицево-сфагновые сообщества в Украинском Полесье. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1969, № 2, с. 70—74. — *Гроздов Б. В.* Типы сосняков Орловской и Смоленской областей. — Тр. Брянского лесного ин-та, 1940, т. 2, 3, с. 5—347. — *Дмитриева Е. В.* Сосновые леса северо-запада Карельского перешейка. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 8, с. 1093—1106. — *Колесников Б. П.* Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л.: Наука, 1985. 216 с. — *Корчагин А. А.* Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника. — Тр. Печоро-Илычского заповед., 1940, вып. 2, с. 5—415. — *Курнаев С. Ф.* Основные типы леса боровых сосняков южной тайги Ярославской области. — В кн.: Сосновые боры подзоны южной тайги и пути ведения в них лесного хозяйства. М.: Наука, 1969, с. 11—64. — *Леонтьев А. М.* Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края. — Тр. БИН АН СССР. Сер. Геоботаника, 1937, вып. 2, с. 81—222. — *Мякушко В. К.* Сосновые леса равнинной части УССР. Киев: Наук. думка, 1978. 255 с. — *Нешатаев В. Ю.* Некоторые ассоциации заболоченных сосняков Ленинградской области. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 10, с. 1362—1373. — *Нешатаев В. Ю.* Изменение растительности травяно-сфагновых сосняков под влиянием осушения. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 4, с. 429—440. — *Ниценко А. А.* Сосновые леса Ленинградской области. — Вестн. ЛГУ. Биология, 1960, № 21, вып. 4, с. 22—33. — *Полуяхтов К. К.* Растительность Свердловской области. — Уч. зап. Смоленск. пед. ин-та, 1958, вып. 6, с. 3—317. — *Пьявченко Н. И.*, *Сибирева З. А.* Некоторые результаты стационарного изучения взаимовлияний леса и болота в подзоне средней тайги. — Тр. ин-та леса и древесины, 1962, т. 43, с. 174—203. — *Рысин Л. П.* Сосновые леса европейской части СССР. М.: Наука, 1975. 212 с. — *Сабуров Д. Н.* Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с. — *Самбук С. Г.* О фитоценотической замещаемости *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* в заболоченных лесах. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 10, с. 1370—1372. — *Самбук Ф. В.* Печорские леса. — Тр. Бот. музея АН СССР, 1932, вып. 24, с. 63—250. — *Смирнова З. Н.* Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области. — Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та, 1928, № 5, с. 119—258. — *Соколов С. Я.* Типы леса восточной части Баково-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза. — Природа и хозяйство учебно-опытн. лесничеств Ленингр. лесн. ин-та, 1931, вып. 2, с. 115—251. — *Соколова Л. А.* Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, 1935, вып. 2, с. 9—81. — *Сукачев В. Н.* Краткое руководство к исследованию типов лесов. М.: Новая деревня, 1927. 150 с. — *Темноев Н. И.* Очерки растительного покрова верхнего отрезка долины Волги. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, 1940, вып. 4, с. 397—471. — *Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. — Тр. Геоморфолог. ин-та, 1932, вып. 4, с. 5—377. — *Чернова-Лепилова Г. К.* Верховые торфяники Куровицкого плато. — Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та, 1928, № 5, с. 378—404. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Осычнюк В. В.*, *Андриенко Т. Л.* География растительного покрова Украины. Киев: Наук. думка, 1982. 288 с. — *Юркевич И. Д.*, *Ловчий Н. Ф.* Сосновые леса Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1984. 176 с. — *Яковлев Ф. С.*, *Воронова В. С.* Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск: Изд-во Карел. АССР, 1959. 189 с. — *Almquist E.* Upplands vegetation och flora. — Acta Phytogeogr. Suec., 1929, N 1, s. 1—624. — *Aune E. I.* Forest vegetation in nemne, sor-trandelag, western central Norway. — K. Norske Vidensk. Selsk. Mus., 1973, N 12, p. 5—87. — *Czerwinski A.* Bory sosnowe polnocno-wschodniej Polski. — Pozn. TPN, Prace Kom. Biol., 1970, N 33 (5), s. 1—99. — *Dahl E.*, *Gjems O.*, *Kielland-Lund J.* On the vegetation types of Norwegian conifer forests in relation to the chemical properties of the humus layer. — Meddr. Norske Skogfors Ves., 1967, vol. 85, N 23, p. 503—531. — *Katz N. J.* *Sphagnum* bogs of Central Russia. — Ecology, 1926, vol. 14, N 2, p. 177—202. — *Kielland-Lund J.* A classification of Scandinavian forest vegetation for mapping purposes.— IBPi Norden, 1971, N 7, p. 13—43. — *Matuszkiewicz W.*, *Matuszkiewicz J.* Przeglad fitosocjologiczny zbiorowisk lesnych Polski. Cz. 2. Bory sosnowe. — Phytocoenosis, 1973, vol. 2, N 4, s. 273—356. — *Wojterski T.* Bory sosnowe na wydmach nadmorskich na polskim wybrzezu. — Pozn. TPN. Wydz. Mat. — Przyr. Prace Kom. Biol., 1964, N 28 (2), s. 1—217.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 IV 1987.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.683.2 (479)

В. И. Дорофеев

КОНСПЕКТ РОДА *ERYSIMUM* (*BRASSICACEAE*) КАВКАЗА

V. I. DOROFEYEV. THE SYNOPSIS OF THE GENUS *ERYSIMUM* (*BRASSICACEAE*) FROM THE CAUCASUS

Приведена ревизия кавказских представителей рода *Erysimum* и детализирована система этого рода на основе полученных автором новых данных. При разработке системы рода были использованы наиболее интересные в этом отношении работы А. Декандоля, К. Мейера и Н. Буша.

Erysimum L. 1753, Sp. Pl. : 660; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 296. — *Cheiranthus* L. 1753, Sp. Pl. : 661; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 297. — *Cheirinia* Link, 1822, Enum. Hort. Berol. 2 : 170. — *Erysimum* subgen. *Erysimum* (L.) Schmalh. 1895, Фл. Средн. Южн. Рос. Крыма и Сев. Кавк. 1 : 70. — *Syreniopsis* A. P. Fuchs, 1959, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 5, 1—2 : 52. — *Acahmena* A. P. Fuchs, 1960, Taxon, 9, 2 : 55. — *Syrenia* auct. non Andrz. : Andrz. ex Bess, 1822, Enum. Pl. Volh. 2 : 104. — Желтушник.
Лектотип: *E. cheiranthoides* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *ERYSIMUM*

1. Листья опушены преимущественно 2-раздельными (мальпигиевыми) волосками . . . 2.
+ Листья опушены преимущественно многораздельными волосками . . . 19.
2. Стручки опушены преимущественно 2-раздельными волосками . . . 3.
+ Стручки опушены преимущественно многораздельными волосками . . . 12.
3. Верхние стеблевые листья цельнокрайные . . . 4.
+ Верхние стеблевые листья зубчатые . . . 11.
4. Стручки отходят под прямым углом от оси соцветия (19) 36—63 мм дл., плодоножки короткие и толстые 1—3 мм дл., лепестки 7—8.5 мм дл.; листья линейные. Многолетник 35—60 см выс. . . . 26. *E. crassipes*.
+ Стручки отходят косо от оси соцветия или прижаты к ней, плодоножки тонкие . . . 5.
5. Стручки с уплощенными створками . . . 6.
+ Стручки с выпуклыми створками . . . 8.
6. Столбик до 2 мм дл., рыльце при зрелых плодах слабодвулопастное, нижние стеблевые листья цельнокрайные или расставленно-зубчатые. Многолетник или кустарничек 10—30 см выс. . . . 4.2. *E. substrigosum* var. *meyerianum*.
+ Столбик свыше 2.5 мм дл., рыльце при зрелых плодах с хорошо заметными двумя лопастями . . . 7.
7. Нижние стеблевые листья цветоносных побегов зубчатые (высота зубцов 1—2 мм), столбик 3—5 мм дл., тонкий, постепенно расширяющийся к основанию. Кустарничек 15—25 см выс. . . . 2. *E. argyrocarpum*.
+ Нижние стеблевые листья цветоносных побегов цельнокрайные или расставленно-мелкозубчатые (высота зубцов до 0.5 мм), столбик 2—3 мм дл., книзу нерасширенный. Кустарничек 9—24 см выс. . . . 3. *E. wagifii*.

8. Прикорневые листья цельнокрайные с хорошо заметными расширенными светло-желтыми черешками, стручки тонкие, четырехгранные, многолетние стебли толстые, густо покрыты остатками черешков. Многолетник или кустарничек 15—35 см выс. . . . . 8. *E. szovitsianum*.
\+ Прикорневые листья цельнокрайные с малорасширенными черешками . 9.
9. Стручки с выпуклыми створками, в сечении ромбические, около 20 мм дл., на сильно отклоненных плодоножках 3—5 мм дл., прицветники цельнокрайные развиты у нескольких нижних цветков. Многолетник 2.5—15 см выс. . . . . 23.1. *E. gelidum* var. *gelidum*.
\+ Стручки вальковато-четырехгранные или резко четырехгранные (в поперечном сечении квадратные), прицветники отсутствуют . . . . . 10.
10. Стручки вальковато-четырехгранные, покрыты редкими 2-раздельными волосками, плодоножки 1—2 мм дл., цветки мелкие, лепестки до 6 мм дл. Однолетник (2) 11—25 (40) см выс. . . . . . . 21. *E. sisymbrioides*.
\+ Стручки резко четырехгранные (в поперечном сечении квадратные), густо покрыты 2-раздельными волосками, плодоножки 4—8 мм дл., цветки более крупные, лепестки 10—17 мм дл. Двулетник, реже многолетник 20—90 см выс. . . . . 9. *E. canescens*.
11. Растения бесстебельные или с очень коротким стеблем, листья крупнозубчатые, почти все цветки в соцветии с крупными зубчатыми прицветниками, лепестки 11—17 мм дл., стручки с уплощенными створками 25—90 мм дл., створки изнутри и перегородка голые, плодоножки тоньше стручка, 6—26 мм дл. Многолетник 1—5 см выс. . . . 1. *E. babadasense*.
\+ Растения с хорошо развитым стеблем, листья зубчатые, цветки обычно без прицветников, лепестки 5.5—10 мм дл.; стручки со сглаженными ребрами, в поперечном сечении квадратные, внутренняя сторона створок и перегородка покрыты многораздельными чешуйчатыми волосками, плодоножки по толщине почти равны стручкам, отходят от оси соцветия под прямым углом, 3—4 мм дл. Однолетник (6) 14—50 см выс. . . . . 20. *E. repandum*.
12. Листья зубчатые . . . . 13.
\+ Листья цельнокрайные . . . . 16.
13. Стручки отклоненные от оси соцветия, с выпуклыми створками, 29—38 мм дл. (в поперечном сечении ромбические), на плодоножках 4—7 мм дл., нижние цветки часто с прицветниками, столбик 3—5 мм дл. Многолетник 10—35 см выс. . . . . 22. *E. lazistanicum*.
\+ Стручки прямостоячие или слегка отклоненные от оси соцветия, с выпуклыми (в поперечном сечении квадратные) или уплощенными створками 14.
14. Стручки с уплощенными створками, 25—98 мм дл., плодоножки 3—6 мм дл., лепестки 12—18 мм дл., столбики 1—2 мм дл. Многолетник или кустарничек 9—45 см выс. . . . . 4.1. *E. substrigosum* var. *substrigosum*.
\+ Стручки с выпуклыми створками (в поперечном сечении квадратные) . . 15.
15. Стручки 12—45 мм дл., грани створок выпуклые, плодоножки 4—7 мм дл., лепестки 12—14 мм дл., столбики 2—3.5 мм дл. Многолетник 5—40 см выс. . . . . 15. *E. pulchellum*.
\+ Стручки 21—45 мм дл., грани створок плоские, плодоножки 4—5.5 мм дл., лепестки 12—13 мм дл., столбики 1.5—3 мм дл. Двулетник, редко многолетник 15—50 см выс. . . . . 16. *E. chazarjurti*.
16. Стручки шиловидные, 18—37 мм дл., перпендикулярны оси соцветия, плодоножки широкие, 1—3 мм дл. Многолетник 14—40 см выс. . . . . 27. *E. subulatum*.
\+ Стручки цилиндрические, четырехгранные или уплощенные . . . . 17.
17. Стручки цилиндрические 30—50 мм дл., плодоножки 3—4 мм дл., лепестки 10—13 мм дл., столбики 1—2 мм дл. Многолетник или кустарничек 17—40 см выс. . . . . 28. *E. leptophyllum*.
\+ Стручки четырехгранные или уплощенные . . . . 18.
18. Стручки с уплощенными створками до 20 мм дл. со столбиками 1.5—2 мм дл., плодоножки слабо отклоненные от оси соцветия 4.5—5.5 мм дл., цветки без прицветников, лепестки 10—12 мм дл. Многолетник 30—40 см выс. . . . . 5. *E. caspicum*.

\+ Стручки с выпуклыми створками, в поперечном сечении ромбические, 17—38 мм дл., со столбиками 2.5—5 мм дл., плодоножки сильно отклоненные 2.5—4.5 мм дл., цветки с цельнокрайными прицветниками, лепестки 9—17 мм дл. Многолетник 4—20 см выс. . . . . 23.2. *E. gelidum* var. *krynitzkii*.

19\. Стручки опушены преимущественно 2-раздельными волосками . . . . 20.

\+ Стручки опушены преимущественно многораздельными волосками . . 21.

20\. Лепестки 14—17 мм дл., чашелистики 7—12 мм дл. Двулетник 10—40 см выс. . . . . 11. *E. callicarpum*.

\+ Лепестки 19—29 мм дл., чашелистики 11—17 мм дл. Двулетник, редко многолетник 6—60 см выс. . . . . 10. *E. armeniacum*.

21\. Стручки явственно четырехгранные с хорошо выраженными ребрами на створках . . . . 22.

\+ Стручки вальковато-четырехгранные, цилиндрические или слегка уплощенные . . . . 28.

22\. Стручки в поперечном сечении квадратные, внутренняя поверхность створок голая . . . . 23.

\+ Стручки в поперечном сечении ромбические, внутренняя поверхность створок голая или опушенная 26

23\. Цветки желтые . . . . 24.

\+ Цветки сиреневые, лепестки 9.5—13 мм дл., плодоножки 3—7 мм дл., столбик 1—2 мм дл. Двулетник 48—100 см выс. . . . 19. *E. lilacinum*.

24\. Стручки 70—95 мм дл., плодоножки 4—10 мм дл., лепестки 16—22 мм дл. Двулетник, редко многолетник 10—75 см выс. . . . . 12. *E. ibericum*.

\+ Стручки до 30 мм дл. . . . . 25.

25\. Листья покрыты 2—3-раздельными волосками, стеблевые листья крупнозубчатые (с зубцами до 2 мм выс.), стручки 10—17 мм дл., плодоножки 2—4 (8) мм дл., лепестки 9—10 мм дл. Двулетник или многолетник 20—45 см выс. 13. *E. brachycarpum*.

\+ Листья покрыты 3—4 раздельными волосками, стеблевые листья мелкозубчатые (с зубцами до 0.5 мм выс.), стручки 17—25 мм дл., плодоножки 3—5 мм дл., лепестки 12—13 мм дл. Двулетник около 30 см выс. . . . . 14. *E. strictisiliquum*.

26\. Стручки прижаты к оси соцветия, 15—33 мм дл., створки с сильно выдающейся срединной жилкой, внутренняя поверхность створок голая, столбик тонкий и длинный 3—7 мм дл. Двулетник, часто многолетник 18—65 см выс. . . . . 30. *E. cuspidatum*.

\+ Стручки отклонены от оси соцветия, все жилки на плодах развиты почти одинаково, внутренняя поверхность створок опушена многораздельными волосками . . . . 27.

27\. Чашелистики 4—7 мм дл., лепестки 10—15 мм дл., стручки (10) 20—40 (60) мм дл. Двулетник или однолетник 30—130 см выс. . . . . 24. *E. aureum*.

\+ Чашелистики 2—3 мм дл., лепестки 4—5 мм дл., стручки 18—30 мм дл. Однолетник или двулетник 9—150 см выс. . . . 25. *E. cheiranthoides*.

28\. Стручки с уплощенными створками, 39—110 мм дл., снаружи опушены звездчатыми волосками, листья зубчатые, опушены звездчатыми волосками плодоножки 4—11 мм дл., лепестки 10—17 мм дл., столбики 1—3 мм дл. Двулетник или многолетник 35—80 см выс. . . . . 6. *E. caucasicum*.

\+ Стручки цилиндрические или вальковато-четырехгранные . . . . . 29.

29\. Стручки цилиндрические, 25—38 мм дл., со столбиками 0.5—1 мм дл., опушены звездчатыми волосками, листья зубчатые или почти цельнокрайные, линейные или линейно-ланцетные, плодоножки 2—5 (6.5) мм дл., лепестки 7—11 мм дл. Двулетник 16—60 см выс. . . . . 29. *E. leucanthemum*.

\+ Стручки вальковато-четырехгранные . . . . 30.

30\. Столбики при плодах до 1.5 мм дл., листья мелкозубчатые. Кустарнички, многолетники или двулетники . . . . 32.

\+ Столбики при плодах 1.5—3.5 мм дл., листья лировидные или лопатчатые. Двулетник, реже многолетник 30—110 см выс. . . . .

. . . . 17. *E. leptostylum*.

31. Стручки на оси соцветия скученные, 34—37 мм дл., покрыты многораздельными спутанными волосками, столбики до 1.5 мм дл., листья часто- и мелкозубчатые. Кустарничек или многолетник 8—25 см выс. . . . . 7. *E. contractum*.

\+ Стручки на оси соцветия расставленные, 23—32 мм дл., покрыты многораздельными неспутанными волосками, столбики 0.8—1.2 мм дл., листья расставленно-мелкозубчатые. Двулетник или многолетник 18—40 см выс. . . . . 18. *E. brevistylum*.

Subgen. I. *Erysimum*. — *Erysimum* sect. *Erysimum*: В. Аветисян, 1966, Фл. Армении, 5 : 113. — *Erysimum* sect. *Erysimastrum* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 494. — *Erysimum* subgen. *Erysimastrum* (DC.) C. A. Mey. 1831, in Ledeb. Fl. Alt. 3 : 156; id. 1831, Verzeichn. Pflanz. : 191. — *Erysimum* subgen. *Cheiropsis* C. A. Mey. 1831, in Ledeb. l. c. : 153; id. 1831, l. c. : 191. — *Erysimum* subgen *Pachygonum* C. A. Mey. 1831, l. c. : 191. — *Erysimum* subgen *Agonolobus* C. A. Mey. 1831, in Ledeb. l. c. : 150. — *Erysimum* sect. *Agonolobus* (C. A. Mey) Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 186. — *Erysimum* sect. *Cheiropsis* (C. A. Mey.) Ledeb. 1842, l. c. : 187. — *Erysimastrum* (DC.) Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 76.

Siliculae sectione transversali orbiculatae, quadratae vel subrhombeae, nervo medio valvae nervo repli aequilato vel eo tenuiore.

Стручки на поперечном сечении округлые, квадратные или слегка ромбические. Центральная жилка створки равна или тоньше жилки рамки.

Т и п: лектотип рода.

Sect. I. *Cheiropsis* (C. A. Mey.) Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 187. — *Erysimum* subgen. *Cheiropsis* C. A. Mey. 1831, in Ledeb. Fl. Alt. 3 : 153.

Siliculae axi appressae vel patentes, replis latis, valvis valde applanatis; herbae perennes vel fruticuli.

Стручки прижаты к оси или косо вверх отклонены, с широкой перегородкой и сильно уплощенной створкой, многолетники или кустарнички.

Л е к т о т и п: *E. flavum* (Georgi) Bobr. (=*E. altaicum* C. A. Mey.)

1. *E. babadagense* Prima, 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 156. — Ж. бабадагский.

Т и п: Вост. Кавказ, Азербайджан, верховье р. Вельвеличай (в 5—6 км от вершины горы Бабадаг), на сланц. осыпях, 3200 м над ур. м. Цв. и пл. 19 VII 1971, В. Прима (LE!).

Каменистые места, сланцевые осыпи альпийского пояса. Даг., Вост. Закавк.

Эндемик.

Сравнительно мало специализированный вид, сохранивший большое число примитивных признаков: опушение из мальпигиевых волосков, прицветники, имеющиеся у всех цветков, и линейные (с уплощенными створками) стручки.

2. *E. argyrocarpum* N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 108, 638; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 240; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 292. — Ж. серебристоплодный.

Л е к т о т и п: Ленкоранский округ, близ с. Геляра, западный скалистый склон, 13 VII 1931, № 538, Е. Матвеева (LE!).

Скалы, каменистые места. Тал.

Эндемик?

3. *E. wagifii* M. Kassumov, 1957, Учен. зап. Азерб. унив. 3 : 72, В. Аветисян, 1966, Фл. Армении, 5 : 117. — Ж. Вагифа.

Т и п: НахАССР, Ордубадский р-н, подъем на гору к северо-востоку от г. Ордубада (в 3—5 км), трещины скал среднего пояса, 17 VI 1956, № 517, Т. Егорова, Н. Цвелев, С. Черепанов(LE!).

Скалы, каменистые места с разреженным покровом. Южн. Закавк.

Юго-Зап. Азия (север Ирана).

Близок к *E. argyrocarpum*, от которого отличается степенью зубчатости нижних листьев и экологией; очень близок к *E. caespitosum*, от которого отличается характером опушения нижних листьев.

4. *E. substrigosum* (Rupr.) N. Busch, 1909, Fl. Cauc. Crit. 3, 4 : 533; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 112; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 241; Polatschek

et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 353. — *Erysimastrum substrigosum* Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 80. — *Erysimum anceps* Stev. ex Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 187. — *Erysimastrum anceps* (Stev. ex Ledeb.) Rupr. 1869, l. c. : 83. — *Sisymbrium cheiranthus* (auct. non Pers.) Trautv. 1875, Pl. messes anno 1874 in Arm. : 12. — Ж. шершавый.

1) Subsp. *substrigosum*.

Тип: Caucasus orientalis Dagestania borealis, in m. Iol-tau supra Gimri, 990—1000 hex, 17 VI 1861, Ruprecht (LE!).

На сухих склонах, холмах и скалах, 1900—2000 м над ур. м. Предкавк., Даг., Вост. и Южн. Закавк.

Эндемик?

Длина стручка варьирует у подвида в довольно широких пределах, имеется некоторое разнообразие и в характере опушения плода.

2) **Subsp. meyerianum (Rupr.) V. Dorof. comb. nov.** — *Erysimastrum meyerianum* Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 82. — Erysimum meyerianum (Rupr.) N. Busch. 1909, Fl. Cauc. Crit. 3,4 : 533.

Тип: In herbidis alpinis versus m. Elborus (alt. 8000 ped.). Meyer. (LE!).

Каменистые места, трещины скал альпийского пояса. Предкавк.

Эндемик.

От subsp. *substrigosum* незначительно отличается характером опушения плодов.

5. *E. caspicum* N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 112, 639; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 242. — Ж. каспийский.

Тип: Transcaucasia, Azerbajdzhan, distr. Chizy (olim Kuba), prope p. Altyagatsh, in m-te Shishka, 4 VII 1935, C. Gurvitsh (LE!).

Каменистые и щебнистые места, склоны. Вост. Закавк.

Эндемик.

Вид известен только по типовому образцу. Характер опушения вида сходен с таковым у *E. substrigosum*.

6. *E. caucasicum* Trautv. 1868, Bull. Soc. Nat. Moscou, 41, 2 : 460; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 114; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 242. — Ж. кавказский.

Лектотип: Transcaucasia, Borshom, Julio 1867, N 194, G. Radde (LE!).
Синтип: Baku, N 4402, Radde (LE!).

Склоны холмов, осыпи. Зап. и Вост. Закавк.

Эндемик.

Близок к *E. substrigosum*, от которого отличается наличием многораздельных волосков: плоды и листья опушены звездчатыми (актиноморфными), стебель — с многораздельными остями, ориентированными в основном по двум противоположным направлениям (зигоморфными).

А. Гроссгейм считает, что растения, собранные Г. И. Радде, с этикеткой «Baku, № 4402» в действительности происходят из Боржоми.

Sect. II. **Contracta V. Dorof. sect. nov.** — Siliculae patentes, replis latis, valvis applanatis, tenuibus; herbae perennes.

Стручки отклоненные от оси, перегородка широкая, створки уплощенные, тонкие, растения многолетние.

Тип: *E. contractum* Somm. et Levier

7. *E. contractum* Somm. et Levier, 1893, Acta Horti Petropol. 13 : 30; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 105; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 240. — Ж. скученный.

Голотип: Adjaria in Anticaucaso — inter Batum et Akhalzich. Inter pages Keda et Khula. In rupibus . . . 21 VI 1890, N 77, S. Sommier et E. Levier. fr. (Fl, photo!).

Скалы в альпийском поясе, 2200—2700 м над ур. м. Зап. Закавк.

Эндемик?

8. *E. szowitsianum* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 198; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 123; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 244; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 294. — *Erysimastrum szowitsianum* (Boiss.) Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 75. — Ж. Шовица.

Тип: Hab. in saxosis montium prope lacum Ormiah. Szov. (G).

Скалы и склоны с фриганоидной растительностью, около 2000 м над ур. м. Зап. (юго-восток) и Южн. Закавк.

Юго-Зап. Азия (север Ирана).

Sect. III. **Canescentia V. Dorof. sect. nov.** — Siliculae axi appressae, sectione transversali qudratae faciebus valvae planis; herbae biennes vel perennes.

Стручки прижаты к оси, в поперечном сечении квадратные, грани створок плоские; растения двулетние или многолетние.

Тип: E. canescens Roth.

Subsect. 1. **Canescentia V. Dorof. subsect. nov.** — *Erysimum* ser. *Canescentes* N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 118, descr. ross.

Plantae plerumque pilis malpigiaceis tectae.

Растения покрыты главным образом мальпигиевыми волосками.

Тип: *E. canescens* Roth.

9. *E. canescens* Roth, 1797, Catalecta, 1 : 76; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 118; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 239. — *Cheirinia canescens* (Roth) Link, 1822, Enum. Pl. Berol. 2 : 171. — *Erysimum andrzejovskianum* Bess. 1822, Enum. Pl. Volhyn. : 27. — *Erysimastrum canescens* (Roth) Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 75. — *Erysimum diffusum* auct. non Ehrh. : P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 272; Cullen, 1965, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 1 : 474; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 352. — Ж. серый.

Описан из Европы.

Меловые и известняковые обнажения, каменистые места, среди неплотной травянистой растительности. Предкавк. (запад).

Центр., Южн. и Вост. Европа, Сев. (юг Зап. и Вост. Сибири), Сред. (юго-восток), Центр. Азия.

Subsect. 2. **Iberica V. Dorof. subsect. nov.** — *Erysimum* ser. *Ibericae* N. Busch. 1939, Фл. СССР, 8 : 101, descr. ross.

Plantae pilis 2—4 (5) partitis tectae.

Растения покрыты 2—4 (5)-раздельными волосками.

Тип: *E. armeniacum* (Sims) J. Gay

10. *E. armeniacum* (Sims) J. Gay, 1842, Erysim. Nov. Diagn. : 8. — *Cheiranthus armeniacus* Sims, 1805, Curt. Bot. Mag. 22 : tab. 835. — *Sisymbrium ibericum* var. *grandiflorum* Trautv. 1877, Pl. Casp. — Cauc. : 11. — *Erysimum ibericum* var. *macropetalum* N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 101. — *E. ibericum* var. *grandiflorum* (Trautv.) Grossh. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 239. — Ж. армянский.

Описан с Арарата («Mount Ararat in Armenia Major»).

Скалы, щебнистые склоны, 700—2700 м над ур. м. Предкавк., Даг., Зап., Вост. и Южн. Закавк.

Юго-Зап. Азия (сев.-восток Турции).

11. *E. callicarpum* Lipsky, 1891, Иссл. Сев. Кавк. : 17; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 102; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 299. — *E. ibericum* β. *callicarpum* (Lipsky) Schmalh. 1895, Фл. Средн. Южн. Рос. Крыма и Сев. Кавк. 1 : 71. — Ж. красивоплодный.

Лектотип: Черномор. окр., Новороссийск, 10 IV 1891, В. Липский (LE!).

Сухие известковые и щебнистые склоны, редко среди кустарников. Зап. Закавк. (окр. Новороссийска).

Эндемик.

Морфологически очень близок к *E. armeniacum*, от которого отличается только размерами.

12. *E. ibericum* (Adams) DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 498; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 302. — *Cheiranthus ibericus* Adams, 1805, in Weber et Mohr, Beitr. Naturk. 1 : 61. — *Erysimastrum ibericum* f. *parviflorum* Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 80. — *Erysimum ibericum* f. *parviflorum* (Rupr.) Grossh. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 239. — Ж. грузинский.

Описан из Грузии («Habitat in Iberiae monte Kaischaur, ad nivem»).

Скалы, щебнистые склоны, реже кустарниковые заросли и места с достаточно плотным травянистым покровом, 1100—2500 м над ур. м. Предкавк. (восток), Зап., Вост. и Южн. Закавк. Юго-Зап. Азия (север Ирана).

Очень близок к *E. armeniacum* по морфологии плода, листьев, но хорошо отличается по характеру их опушения.

Мелкозубчатые широколистные формы *E. ibericum* встречаются в затенённых местах или при густом травяном или кустарниковом покрове.

Sect. IV. **Hieracifolia D. Dorof. sect. nov.** — *Erysimum* ser. *Hieracifoliae* N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 100, descr. ross. — *Erysimum hieracifolium* group. P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 274, descr. angl.

Siliculae plerumque axi appressae, sectione transversali quadratae, faciebus valvae convexis; plantae biennes vel perennes, rarius annuae vel fruticuli.

Стручки главным образом прижаты к оси соцветия, на поперечном сечении квадратные, грани створок выпуклые, растения дву- или многолетние, редко однолетники или кустарнички.

Тип: *E. leptostylum* DC.

13. *E. brachycarpum* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 195; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 115; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 243; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 352. — *Erysimastrum brachycarpum* (Boiss.) Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 75. — Ж. короткоплодный.

Тип: Armenia. Szovits (LE!).

Скалы, сухие склоны, щебнистые места. Южн. Закавк.

Эндемик.

14. *E. strictisiliquum* N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 126, 638; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 246. — Ж. прижатоплодный.

Тип: Transcaucasia, Azerbajdzhan, Karabach, inter m. Kyrs et Alty-Tachta, 18 VII 1929, A. Achverdov, A. Doluchanov (LE!).

Каменистые места. Вост. Закавк. (юго-запад).

Эндемик(?).

E. brachycarpum и *E. strictisiliquum* сходны по морфологии плода, их плотно прижатые короткие стручки плавно переходят в столбики.

15. *E. pulchellum* (Willd.) J. Gay, 1842, Erysim. Nov. Diagn. : 10; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 102; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 239; Cullen, 1965, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 1 : 470; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 292. — *Cheiranthus pulchellus* Willd. 1800, Sp. Pl. 3 : 523. — *Erysimum laciniatum* Boiss. 1842, Diagn. Ser. 1,1 : 71. — *Sisymbrium pulchellum* (Willd.) Trautv. 1873, Тр. Петерб. бот. сада, 2 : 501. — Ж. красивый.

Тип: Cappadocia. Tourn. (B, photo!).

Скалы, каменистые и щебнистые склоны, среди неплотной растительности, около 2000 м над ур. м. Зап., Вост. (запад) и Южн. Закавк.

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

16. *E. chazarjurti* N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 112, 637; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 242. — *E. azerbaidjanicum* M. Kassumov, 1957, Учен. зап. Азерб. унив. 3 : 70. — *E. iljinii* M. Kassumov, 1957, l. c. : 68. — *E. nachyczevanicum* M. Kassumov, 1957, l. c. : 67. — Ж. хазарюртский.

Лектотип: Transcaucasia, Karabach australis. In decliv. septentr. m-tis Ziarat. In pratis subalpinis 2200—2300 mt, 5 VII 1932, I. Karjagin et M. Mikulin (LE!).

Склоны с несомкнутым растительным покровом в альпийском поясе, 2200—2300 м над ур. м. Вост. и Южн. Закавк.

Эндемик.

Материал по трем описанным М. Касумовым видам собран автором в разное время: 1-й и 2-й — в фазе цветения, 3-й — в фазе плодоношения. Изучение имеющегося материала показало их полную идентичность с *E. chazarjurti*.

17. *E. leptostylum* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 194; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 110; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 241; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 273; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 353. — *E. grandiflorum* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 117. — *Erysimastrum leptostylum* (DC.) Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 75. — Ж. длинностолбиковый.

Лектотип: Ex campis tanainsibus, 1813, Babinskaja (LE!).

Остепненные неплотно задернованные склоны, небольшие понижения. Предкавк. (запад).

Вост. Европа (Южн. Украина).

Вероятно, довольно близок к *E. chazarjurti*, оба эти вида имеют хорошо развитый тонкий столбик.

18. *E. brevistylum* Somm. et Levier, 1893, Acta Horti Petropol. 13 : 29; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 108; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 240. — Ж. короткостолбиковый.

Т и п: In latere bor. — occ. m. Elbrus (vulgo Minghitau) in nudia valle Kukurtli 16—1800 e, 8 IX 1890, N 76, S. Sommier et E. Levier (Fl, photo!).

Склоны, каменистые места, до 2000 м над ур. м. Предкавк.

Эндемик.

Очень близок *E. hieracifolium* L.

19. *E. lilacinum* E. Steinb. 1927, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. вып. 3—4: 13; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 124; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 246. — Ж. лиловый.

Т и п: Armenia, distr. Zangezur, inter Vargavr et Litshkvas, 31 V 1923, fl. A. Grossheim (LE!).

Каменистые склоны южных экспозиций. Южн. Закавк.

Эндемик.

Sect. V. **Pachygonum (C. A. Mey.) V. Dorof. comb. nov.** — *Erysimum* subgen. *Pachygonum* C. A. Mey. 1831. Verzeichn. Pflanz. : 191. — *Erysimum* ser. *Repanda* N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 115.

Siliculae patentissimae vel axi appressae, sectione transversali quadratae, valvis convexis, costis obsoletis, faciebus valvae convexiusculis; plantae annuae.

Стручки сильно отклоненные или к оси прижатые, на поперечном сечении квадратные, створки выпуклые, ребра сглаженные, грани створок слегка выпуклые, растения однолетние.

Т и п: *E. repandum* L.

20. *E. repandum* L. 1753, Demonstr. Pl. : 17; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 116; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 243; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 274; Cullen, 1965, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 1 : 477; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 304; Townsend, 1980, Fl. Iraq, 4,2 : 1053. — *E. ramosissimum* Crantz, 1762, Stirp. Austr. 1 : 31. — *Cheiranthus paniculatus* Lam. 1790, Encycl. Méth. Bot. 2 : 717. — *Cheirinia repanda* (L.) Link, 1822, Enum. Pl. Berol. 2 : 171. — *Erysimastrum repandum* (L.) Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 75. — Ж. выгрызенный.

Описан по культивируемым образцам, происходящим из Испании.

Степь, остепненные луга, поля, дороги, ж.-д. насыпи, сорные места. Предкавк., Даг., Зап. Вост. и Южн. Закавк., Тал.

Атл., Сев., Центр., Южн., Вост. Европа; Юго-Зап., Сред., Центр., Вост., Юго-Вост. Азия; Сев. Африка; Сев. Америка; Австралия. В большинстве районов является заносным.

21. *E. sisymbrioides* C. A. Mey, 1831, in Ledeb. Fl. Alt. 3 : 150; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 124; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 244; Cullen, 1965, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 1 : 478; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 305; Townsend, 1980, Fl. Iraq, 4,2 : 1052. — *Erysimastrum sisymbrioides* (C. A. Mey.) Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 75. — Ж. гулявниковый.

Л е к т о т и п: . . . locis argilloso-salsis ad Irtyn versus lacum Noor-Saissan et copiosissime ad pedem montium Arcaul, 15 V 1826, C. A. Meyer (LE!).

Глинистые и солонцеватые полупустыни, галечники и каменистые склоны. Южн. Закавк.

Вост. Европа (юго-восток); Сев. (юг Зап. Сибири), Юго-Зап. (Турция, Сирия, Иран, Афганистан, Пакистан), Сред., Центр. Азия.

В Закавказье вид проникает из Турции. Связь с приволжскими местонахождениями, по-видимому, через Среднюю Азию.

Sect. VI. *Erysimum.*

Siliculae patentes, curviusculae, sectione transversali subrhombeae, valvis valde convexis, faciebus valvae planis; herbae annuae, biennes vel perennes.

Стручки отклонены от цветочной оси, слегка изогнуты, на поперечном сечении слегка ромбические, створки сильновыпуклые, грани створок плоские, растения одно-, дву-, многолетние.

Т и п: лектотип рода.

Subsect. 1. **Gelida V. Dorof. subsect. nov.** — *Erysimum* ser. *Galidae* N. Busch, 1939, Фл. СССР, 8 : 109, descr. ross.

Inflorescentia bracteifera.

Соцветие несет прицветники.

Т и п: *E. gelidum* Bunge

22. *E. lazistanicum* (Rupr.) Lipsky, 1899, Фл. Кавк. : 233; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 105; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 239. — *Erysimastrum lazistanicum* Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 76. — *Sisymbrium pulchellum* var. *grandiflorum* Trautv. 1873, Acta Horti Petropol. 2 : 501. — *Erysimum pulchellum* var. *grandiflorum* (Trautv.) Boiss. 1888, Fl. Or. Suppl. : 41. — *E. pulchellum* auct. non (Willd.) J. Gay : В. Аветисян, 1966, Фл. Армении, 5 : 113; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 292; Хинтибидзе, 1979, Фл. Грузии, 2-е изд. 5 : 41. — Ж. лазистанский.

С и н т и п ы: in Caucaso (Radde), in collibus lapidosis subalpibus vallis Djimil Ponti Lazici 6000! (Bal.) (G!).

Склоны альпийского пояса, свыше 2000 м над ур. м. Зап. и Южн. Закавк. Юго-Зап. Азия (Турция).

23. *E. gelidum* Bunge, 1857, in Seidlitz, Botan. Ergebn. Reise öst. Transkauk. : 78; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 109; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 241; Cullen, 1965, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 1 : 471; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 352. — *Erysimastrum gelidum* (Bunge) Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 75. — *Sisymbrium gelidum* (Bunge) Trautv. var. *bracteatum* Trautv. 1873, Тр. Петерб. бот. сада, 2 : 501. — Ж. холодный.

1) Subsp. *gelidum*.

Л е к т о т и п: Alagös. 9 Juli 1856, Seidlitz. (LE!).

Осыпи и каменистые места в верхней части альпийского пояса, 2500—3500 м над ур. м. Вост. и Южн. Закавк.

Эндемик.

2) subsp. **krynitzkii (Bordz.) V. Dorof. comb. nov.** — *E. krynitzkii* Bordz. 1931, Вісник Київськ. Бот. сад. 12—13 : 127; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 241. — *E. subnivale* Prima, 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 157.

Т и п: Dzhawakhetia (Distr. Akhalkalaki). In cacumine montis Abul Major. 25 (12) VIII 1906, fl., fr. immat. W. J. Krynitzki (KW?).

Каменистые места альпийского пояса. Предкавк., Вост. и Южн. Закавк. Юго-Зап. Азия (Сев. Иран?).

Эта вариация отличается от типовой только характером опушения плодов Разграничить четко их практически невозможно, так как наблюдаются все переходы от растений со стручками, покрытыми исключительно мальпигиевыми волосками, к растениям со стручками, покрытыми многораздельными волосками.

Subsect. 2. *Erysimum*. — *Erysimum* ser. *Aureae* N. Busch. 1939, Фл. СССР, 8 : 98. descr. ross.

Inflorescentia ebracteata.

Соцветие без прицветников.

Т и п: Лектотип рода.

24. *E. aureum* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 117; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 98; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 238. — *E. sylvaticum* Bieb. 1819. Fl. Taur.-Cauc. 3 : 441. — *Erysimastrum aureum* (Bieb.) Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 75. — *Sisymbrium aureum* (Bieb.) Trautv. 1877, Pl. Casp.-Cauc. : 11. — Ж. золотистый.

Л е к т о т и п: Ex Caucaso rutheno (LE!).

Широколиственные леса, кустарники, опушки, берега рек и ручьев в лесном поясе. Предкавк., Даг., Зап., Вост. и Южн. Закавк.

Центр., Вост. (юг) Европа.

25. *E. cheiranthoides* L. 1753, Sp. Pl. : 661; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 108; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 240; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 274. — *Erysimastrum cheiranthoides* (L.) Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 75. — Ж. лакфиолевый.

Описан из Европы («ubique in Europae arvis»).

Обочины дорог, залежи, сорное в посевах. Предкавк. (запад), Зап. Закавк. (Черноморское побережье).

Европа (все районы); Сев., Сред., Центр., Вост., Юго-Вост. Азия; Сев. Африка; Сев. Америка.

Sect. VII. *Agonolobus* (C. A. Mey.) Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 186. — *Erysimum* subgen. *Agonolobus* C. A. Mey. 1831, in Ledeb. Fl. Alt. 3 : 150.

Siliculae axi appressae vel patentes, sectione transversali orbiculatae vel subangulatae, nervo medio obsoleto, faciebus valvae convexis; herbae annuae, biennes, perennes vel fruticuli.

Стручки прижаты к оси соцветия или отклонены, на поперечном сечении округлые или слегка гранистые, срединная жилка незаметная, грани створки выпуклые, одно-, дву-, многолетние травы или кустарнички.

Лектотип: *E. leucanthemum* (Steph.) B. Fedtsch. (=E. versicolor (Bieb.) Andrz.).

Subsect. 1. **Subangulata V. Dorof. subsect. nov.**

Siliculae subangulatae.

Стручки слегка угловатые.

Тип: *E. subulatum* J. Gay.

26. *E. crassipes* Fisch. et C. A. Mey. 1835, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. : 27; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 120; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-изд. 4 : 244; Cullen, 1965, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 1 : 475; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 297. — *Erysimastrum crassipes* (Fisch. et C. A. Mey.) Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 75. — *Sisymbrium crassipes* Trautv. 1873, Тр. Петерб. бот. сада, 2 : 500. — *Erysimum transcaucasicum* M. Kassumov, 1957, Учен. зап. Азерб. унив. 3 : 70. — Ж. толстоногий.

Тип: Talüsch. C. A. Meyer (LE!).

Холмы, песчаные и каменистые склоны. Южн. Закавк., Тал.

Юго-Зап. Азия (Сирия, Турция, север Ирана).

27. *E. subulatum* J. Gay, 1842, Erysim. Nov. Diagn. : 8; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 295, 351. — *E. persicum* Boiss. 1842, An. Sci. Nat. Sér. 2, 17 : 79. — *E. komarovii* M. Kassumov, 1957, Учен. зап. Азерб. унив. 3 : 71. — *E. buschii* M. Kassumov, 1957, l. c. : 69. — Ж. шиловидный.

Тип: . . . in Persiae borealis provinciâ Aderbigianâ. Auch. N 4105 (G).

Сухие каменистые места и склоны, 570—1500 м над ур. м. Южн. Закавк.

Юго-Зап. Азия (Турция, Ирак, Иран, Афганистан).

Subsect. 2. **Cylindrica V. Dorof. subsect. nov.**

Siliculae cylindricae.

Стручки цилиндрические.

Тип: *E. leucanthemum* (Steph.) B. Fedtsch.

28. *E. leptophyllum* (Bieb.) Andrz. 1824, in DC. Prodr. 1 : 198; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 114; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-изд. 4 : 242; Cullen, 1965, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 1 : 472; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 353. — *Cheiranthus leptophyllus* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 119. — *Erysimastrum leptophyllum* (Bieb.) Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 75. — *Sisymbrium leptophyllum* (Bieb.) Trautv. 1873, Тр. Петерб. бот. сада, 2 : 500. — *Erysimum feodorovii* M. Kassumov, 1957, Учен. зап. Азерб. унив. 3 : 68. — Ж. тонколистный.

Тип: Iberia, 1806, Steven (LE!).

Склоны холмов, сухие каменистые места, скалы, 400—1200 м над ур. м. Вост. и Южн. Закавк.

Юго-Вост. Азия (Турция, Иран).

Вопреки указанию Буша (1939, цит. соч. : 114) этот вид имеет цилиндрические, а не уплощенные стручки.

29. *E. leucanthemum* (Steph.) B. Fedtsch. 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 23, 3 : 413; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 116; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 243; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 274; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 295. — *Cheiranthus leucanthemus* Steph. 1800, in Willd. Sp. Pl. 3, 1 : 521. — *C. versicolor* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 119. — *C. collinus* Bieb. 1808, l. c. : 119. — *Erysimum versicolor* (Bieb.) Andrz. 1824, in DC. Prodr. 1 : 198. — *E. collinum* (Bieb.) Andrz. 1824, in DC. l. c. : 198. — *E. passgalense* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 198. — *Erysimastrum leucanthemum* (Steph.) Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 75. — *E. collinum* (Bieb.) Rupr. 1869, l. c. 1 : 75. — *E. passgalense* (Boiss.) Rupr. 1869, l. c. 1 : 75. — Ж. белоцветковый.

Описан из Ирана («Persia borealis») (B?).

Степи, полупустыни, глинистые, солонцеватые и каменистые места, меловые и известняковые обнажения, иногда на сорных местах. Предкавк., Даг., Вост. и Южн. Закавк., Тал.

Вост. Европа (центр. юг), Юго-Зап., Сред., Центр., Азия.

Аутентичный материал *E. collinum* (in campis ad Terek circa Galugai. 1813!) и *E. passgalense* (In m. Elburs («Elbrus») pr. pagum Passgala. 1843, N 783, Th. Kotschy!) почти полностью соответствует описанию типового образца *E. leucanthemum* из Сев. Ирана; имеются лишь незначительные различия в признаках вегетативных органов. Как и в случае с *E. ibericum*, мы объясняем эти различия экологической изменчивостью.

Subgen. II. *Cuspidaria* (DC.) C. A. Mey. 1831, Verzeich. Pflanz. : 192. — *Erysimum* sect. *Cuspidaria* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 493. — *Cuspidaria* Andrz. ex Bess. 1822, Enum. Pl. Volh. 2 : 104. — *Syreniopsis* H. P. Fuchs, 1959, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 5, 1—2 : 52, p. p. — *Acahmena* H. P. Fuschs, 1960, Taxon, 9, 2 : 55, p. p. — *Syrenia* auct. non Andrz.: Reichenb. 1832, Fl. Germ. Excurs. : 689. — *Erysimum* subgen. *Cuspidaria* (DC.) V. Dorof. 1986, Новости сист. высш. раст. 23 : 66, nom. superfl.

Siliculae vaide complanatae, ancipites, sectione transversali anguste rhombeae, valvis valde carinatis.

Стручки сильно сплюснутые, обоюдоострые, на поперечном сечении узкоромбические, створки сильно килеватые.

Т и п: *E. cuspidatum* (Bieb.) DC.

30. *E. cuspidatum* (Bieb.) DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 493; Н. Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 127; Гроссг. 1950, Фл. Кавк. 2-изд. 4 : 237; P. W. Ball, 1964, Fl. Europ. 1 : 274; Cullen, 1965, in P. H. Davis, Fl. Turkey, 1 : 468; Polatschek et Rech. fil. 1968, in Rech. fil. Fl. Iran. 57 : 302. — *Cheiranthus cuspidatus* Bieb. 1798, Tabl. Prov. Casp. : 116. — *Cuspidaria bithynica* Pers. 1806, Syn. Pl. 2 : 200. — *C. biebersteinii* Andrz. ex Bess. 1822, Enum. Pl. Volh. 2 : 104. — *Syrenia latifolia* Andrz. ex Bess. 1822, l. c. : 104. — *Cheirinia cuspidata* (Bieb.) Link, 1822, Enum. Pl. Berol 2 : 170. — *Cuspidaria cheiranthoides* Link, 1831, Handb. Erkennung . . . 2 : 315. — *Syrenia cuspidata* (Bieb.) Reichenb. 1832, Fl. Germ. Excurs. : 689. — *Erysimum rarifolium* C. Koch, 1847, Linnaea, 19 : 52. — *E. leptopetalum* C. Koch, 1847, l. c. : 52. — *Cuspidaria biebersteinii* β. *stenocarpa* Rupr. 1869, Fl. Cauc. 1 : 74. — *C. stenocarpa* (Rupr.) Trautv. 1882, Increm. Fl. Phan. 1 : 82; id. 1883, Acta Horti Petropol. 8, 1 : 106. — *C. cuspidata* (Bieb.) Takht. 1946, в Тахт. и Ан. Фед. Фл. Еревана : 132. — *Syreniopsis cuspidata* (Bieb.) H. P. Fuchs, 1959, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 5, 1 —2 : 52. — *Acachmena cupidata* (Bieb.) H. P. Fuchs, 1960, Taxon, 9, 2 : 55. — *Erysimum anceps* auct. non Stev. ex Ledeb. : Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 200. — Ж. щитовидный.

Л е к т о т и п: *Tauria* (LE!).

Каменистые степи, скалистые склоны, щебнистые осыпи, редко буковые и дубовые леса. Все районы.

Вост. (юг), Сред., Южн. Европа, Юго-Вост. Азия (Турция, север Ирана).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 III 1987

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.6)

В. М. Старченко, Э. В. Бойко

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАССЕЙНЕ АМУРА (СОВЕТСКИЙ ДАЛЬНИЙ ВОСТОК) [1]

V. M. STARCHENKO, E. V. BOYKO. FLORISTIC FINDINGS IN THE AMUR RIVER BASIN (THE SOVIET FAR EAST)

Сообщается о новых местонахождениях 14 видов высших растений, из которых *Oxytropis caespitosa* впервые указывается для советского Дальнего Востока.

Во время экспедиций 1984—1986 гг. в Амурской обл. и юго-западной части Хабаровского края и последующей обработки собранного материала нами выявлены виды, новые для флоры советского Дальнего Востока, Западного и Южного Амура, а также новые местонахождения отдельных редких растений. При работе использован гербарный материал Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), Главного ботанического сада АН СССР (ГБС), Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (ЦСБС), Биолого-почвенного института ДВО АН СССР (БПИ) и лаборатории хемотаксономии растений Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО АН СССР (ТИБОХ). Названия флористических районов советского Дальнего Востока приведены по работам В. Н. Ворошилова (1982, 1985), названия таксонов даны по сводке С. К. Черепанова «Сосудистые растения СССР» (1981).

Stellaria dichotoma L. — Хабаровский край, Еврейская автономная обл. (Е. А. О.), Облученский р-н, окр. с. Пашково, склоны над Амуром, 3 VII 1984.

Южносибирскомонгольский вид, характерный для крутых каменистых склонов (Малышев, Пешкова, 1984). На советском Дальнем Востоке встречается нечасто, обычно с видами аналогичной экологической приуроченности (*Delphinium grandiflorum* L., *Aquilegia amurensis* Kom., *Saxifraga spinulosa* Adam). Отмечен для Западного Амура (Ворошилов, 1982, 1985). Нами приводится для Южного Амура, что значительно отодвигает границы ареала вида на восток.

Eremogone capillaris (Poir.) Fenzl (*Arenaria capillaris* Poir.) — Амурская обл., Свободненский р-н, окр. с. Буссе, Корсаковский кривун, каменистые выступы, 13 VIII 1985.

Горно-степной южносибирскомонгольский вид, распространенный в Даурии (Малышев, Пешкова, 1984), на севере Дальнего Востока (Охотия, Камчатка, Чукотка), Западном Амуре и Сахалине (Ворошилов, 1982, 1985). В гербариях БИНа (LE), ГБС (MHA), БПИ (VLA) представлен в основном из районов Чукотки, Охотии и Камчатки. На территории Западного Амура встречается редко, известны сборы из окр. с. Кумара Шимановского р-на Амурской обл. (LE).

Stevenia cheirantoides DC. — Амурская обл., Свободненский р-н, окр. с. Петропавловка, каменистые склоны, 14 VI 1985, 20 VI 1985.

Горно-степной вид, распространенный в Даурии (Флора Центральной Сибири, 1979). На советском Дальнем Востоке изредка встречается только на Западном Амуре (Ворошилов, 1982, 1985). В гербариях БИНа (LE), БПИ (VLA) не представлен. В Гербарии ГБС (MHA) имеются сборы П. Г. Горового (9 VII 1970) и С. Д. Шлотгауэр (15 VIII 1972) с известняков в окр. пос. Чагоян Шимановского р-на Амурской обл. В окр. с. Петропавловка *S. cheiranthoides*

[1] Первое сообщение по этому вопросу напечатано в журнале «Известия СО АН СССР» (Сер. биол. наук, 1981, № 10, вып. 2). Сообщение II — в «Ботаническом журнале» (1982, т. 67, № 9).

собиралась нами в стадии плодоношения на скалистых обнажениях сухих каменистых склонов.

Ranunculus polyanthemos L. — Хабаровский край, Е. А. О., Облученский р-н, окр. пос. Кульдур, сыроватый луг, 3 VII 1984, 9 VI 1985.

Лесостепной евросибирский вид, приводится как заносный для Приморья (Ворошилов, 1982, 1985). В гербариях имеются сборы из окр. Владивостока, Уссурийска, Анисимовки (LE, VLA) и Новонежино (MHA). Нами в окр. пос. Кульдур *R. polyanthemos* отмечен неоднократно, на сыроватых лугах, в количестве, указывающем на натурализацию растения в данном месте.

Potentilla verticillaris Steph. — Амурская обл., Свободненский р-н, окр. с. Петропавловки, сухие каменистые склоны со скалистыми выступами, редко, 15 VI 1985, 24 VI, 1985.

Типичное растение степных и каменистых склонов Центральной Сибири (Флора Центральной Сибири, 1979). Указывается Ворошиловым (1982, 1985) для Западного Амура, где встречается крайне редко. В гербариях ГБС (MHA), БПИ (VLA) отсутствует. В гербарии БИНа (LE) имеются образцы, собранные В. Липатовой и другими между селами Новостепановка и Симоново Свободненского р-на Амурской обл. (8 VIII 1958, 11 VI 1959). Нами этот вид обнаружен ~50—60 км северо-восточнее. Возможно, здесь на Амурско-Зейском плато, проходит северо-восточная граница *P. verticillaris*.

Melissitus ruthenicus (L.) Latsch. (*Trigonella ruthenica* L.) — Хабаровский край, Е. А. О., Облученский р-н, окр. с. Пашково, каменистые склоны над Амуром, в нижней части склонов, нередко, 3 VIII 1984.

Отмечен Ворошиловым (1982, 1985) для Западного Амура. Нами впервые приводится для Южного Амура. Собран в естественном местообитании по склонам вдоль Амура. Встречается довольно часто вместе с *Pycnostelma paniculata* (Bunge) K. Schum., *Delphinium grandiflorum*, *Aquilegia amurensis*, *Thalictrum petaloideum* L., *Menispermum dauricum* DC., *Rubia cordifolia* L.

Trifolium montanum L. — Хабаровский край, Е. А. О., Облученский р-н, окр. пос. Кульдур, у ж.-д. насыпи, 3 VII 1984, 9 VI 1985.

Заносный вид, указываемый только для Приморья (Павлова, 1981; Ворошилов, 1982, 1985). В окр. пос. Кульдур вид натурализовался, встречается довольно часто относительно крупными популяциями (30—80 экз.). Здесь же нами обнаружены заносные *Astragalus danicus* Retz, *Tragopogon orientalis* L., *Potentilla argentea* L., *Erysimum hieracifolium* L., которые сравнительно недавно распространились на Западном и Южном Амуре (Ворошилов, 1966, 1982, 1985).

Caragana ussuriensis (Regel) Pojark. — Амурская обл., г. Белогорск, вдоль берега р. Томь, 12 VII 1984, 2 VII 1985, 12 IX 1986.

Вид указывается для Приморья и Южного Амура (Ворошилов, 1982, 1985). Нами впервые приводится для Западного Амура. В гербариях (LE, MHA, VLA) имеются сборы в основном с территории Приморья, реже — Хабаровского края (окр. Хабаровска, Бикина, Хехцира, Вяземского). Из более западных районов советского Дальнего Востока образцы отсутствуют.

Oxytropis caespitosa (Pall.) Pers. — Амурская обл., Свободненский р-н, окр. с. Петропавловка, сухие каменистые склоны, 15 VI 1985, 23 VI 1985.

Новый вид для флоры Дальнего Востока. Относится к секции *Xerobia* Bunge, представители которой на советском Дальнем Востоке также отсутствуют. От дальневосточных видов *O. caespitosa* отличается молочно-белыми цветками, наличием многочисленных прошлогодних черешков листьев, твердеющих у основания, яйцевидными пузыревидно вздутыми с боковой перегородкой плодами. Произрастает на сухих каменистых склонах совместно с *Eritrichium incanum* A. DC., *Stevenia cheiranthoides*, *Saxifraga cherlerioides* D. Don, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Thymus dahuricus* Serg.

Находка *O. caespitosa* представляет большой интерес, так как вид в СССР встречается только в Бурятии, Южной и Ононской Даурии (Флора Центральной Сибири, 1979). Для территории Северо-Восточного Китая этот вид не отмечен (Kitagawa, 1979).

Vicia sepium L. — Хабаровский край, Е. А. О., Облученский р-н, окр. пос. Кульдур, 7-й км ж. д. Кульдур—Чегдомын, луг, в массе, 2 VII 1984, 9 VI 1985.

Ворошилов указывает этот вид как заносный для Приморья. Для Южного Амура приводится впервые.

Lamium album L. — Амурская обл., Свободненский р-н, окр. с. Буссе, сыроватые места вблизи «Каменного дома», 24 VI 1985.

Впервые вид приведен для Западного Амура на основании сборов из окр. пос. Игнашино Сковородинского р-на Амурской обл. (Бойко, Старченко, 1984; Старченко, Бойко, 1985). Новая находка *L. album* показывает, что это растение сравнительно часто встречается в бассейне Амура.

Scrophularia amgunensis Fr. Schmidt. — Хабаровский край, Е. А. О., Облученский р-н, окр. пос. Пашково, склоны над Амуром, 3 VII 1984.

Ворошилов в 1966 г. отметил *S. amgunensis* как редкое растение Приморья, Среднего и Нижнего Амура. В более поздних работах (Ворошилов, 1982, 1985) он привел этот вид для Приморья, Восточного (Нижнего) и Западного (Верхнего) Амура. Сборы *S. amgunensis* в гербариях (LE, MHA) немногочисленны и представлены в основном с территории Приморья и Восточного Амура. Наша находка указывает на наличие этого вида на Южном (Среднем) Амуре.

Pedicularis venusta (Bunge) Bunge — Хабаровский край, Е. А. О., Облученский р-н, окр. пос. Кульдур, у ж.-д. насыпи, 9 VI 1985.

Ворошилов (1982, 1985) приводит этот вид для Западного Амура, Охотии, Сахалина и Курил. Для Южного Амура отмечен впервые.

Paraixeris serotina (Maxim.) Tzvel. (*Youngia serotina* Maxim.) — Амурская обл., Свободненский р-н, сухие каменистые склоны вдоль Амура от с. Петропавловка до с. Буссе, местами в массе, 24 VI 1985, 25 VIII 1985, 5 IX 1986.

Редкое растение, отмеченное в СССР только на западном Амуре (Ворошилов, 1982, 1985). В гербариях Москвы (MHA) и Ленинграда (LE) имеются единичные сборы из района Благовещенска.

Гербарий перечисленных видов хранится в лаборатории хемотаксономии растений ТИБОХ (г. Владивосток), дубликаты переданы в Гербарий ГБС (MHA).

ЛИТЕРАТУРА

Бойко Э. В., Старченко В. М. Флора окрестностей пос. Игнашино (Верхний Амур) / Тихоокеан. ин-т биоорган. химии ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1984. 29 с. Деп. в ВИНИТИ 8 VIII 1984, № 5998-84. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Ворошилов В. Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока. — В кн.: Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985, с. 139—200. — *Малышев Л. И., Пешкова Г. А.* Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 265 с. — *Павлова Н. С.* О распространении и таксономии некоторых *Fabaceae* Дальнего Востока. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 424—427. — *Старченко В. М., Бойко Э. В.* Материалы к флоре и растительности Верхнего Амура. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 6, с. 843—846. — *Флора* Центральной Сибири. Т. 1, 2. Новосибирск: Наука, 1979. 1047 с. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz, 1979. 715 p.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии
ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 26 I 1987.

УДК 581.9 : 582.2 (571.63) Бот. журн., т. 72, № 11

Л. Н. Миронова, С. В. Нестерова

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *BELAMCANDA CHINENSIS* (*IRIDACEAE*) В ПРИМОРЬЕ

L. N. MIRONOVA, S. V. NESTEROVA. NEW LOCALITY OF *BELAMCANDA CHINENSIS* (*IRIDACEAE*) IN PRIMORYE

Приводятся сведения о новом местонахождении в южном Приморье редкого растения — *Belamcanda chinensis*. До настоящего времени считалось, что этот вид исчез.

Belamcanda chinensis (L.) DC — беламканда китайская — единственный вид монотипного рода, характерного для Восточной Азии, распространен на п-ове Корея, в Японии, Китае, Вьетнаме, Индии. В СССР на юге Хасанского р-на Приморского края проходит северная граница ее ареала (Комаров, Клобукова-Алисова, 1931; Федченко, 1935; Валова, 1964; Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1966, 1982; Красная книга, 1975; Красная книга СССР, 1978; Редкие и исчезающие виды флоры СССР, 1981; Харкевич, Качура, 1981).

Беламканда китайская в естественных местах обитания встречается крайне редко. В гербарии БИН им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, LE) хранится несколько образцов беламканды китайской, собранных на территории Приморского края. Впервые она была встречена К. И. Максимовичем в 1860 г. на тучных лугах у зал. Посьета, затем в 1913 г. обнаружена М. Н. Черской в устье р. Туманган. Самые поздние сборы сделаны А. П. Саверкиным осенью 1928 г. на мысе Тироль зал. Посьета. До настоящего времени, т. е. более полувека, произрастание беламканды китайской на территории советского Дальнего Востока не подтверждалось. Все это и послужило основанием для ее включения в списки редких и исчезающих видов растений, нуждающихся в охране. В сводках, вышедших под редакцией А. Л. Тахтаджяна (1975, 1981), беламканда китайская отнесена к растениям I категории — виды, находящиеся под угрозой исчезновения, подвергающиеся непосредственной опасности вымирания. В Красной книге СССР (1978) ей присвоен статус: «исчезающий вид, в СССР находящийся на пределе ареала» (с. 309). В региональной сводке «Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана» (1981) она отнесена к 0-й категории — «по-видимому, исчезнувшие: виды не встреченные в природе в течение ряда лет, но, возможно, уцелевшие» (с. 11). В Красной книге СССР (1984) беламканда китайская имеет статус — «вид, по-видимому, исчез» (с. 209), также отмечается — «в последние годы не находили» (с. 210).

В августе 1982 г. мы обнаружили беламканду китайскую на юге Хасанского р-на на п-ове Краббе в бух. Клыкова, где и в настоящее время она растет на скалистом морском берегу в расщелинах и трещинах скал, заполненных почвой. Увлажнение почвы происходит за счет стока пресной воды с расположенного выше влажного разнотравного луга. Было найдено 12 куртин, в каждой 2—4 особи. Основная масса растений представлена цветущими экземплярами. Растения достигали 50—65 см выс. Листья линейные, 35—40 см дл., 1.5—2 см шир. Соцветие верхушечное, разветвленное, состоящее из 6—8 цветков. Цветки оранжево-красные с темными крапинками, до 3.5 см в диаметре, очень декоративные.

При повторном обследовании местообитания беламканды китайской в августе 1986 г. был взят гербарный образец растения, который передан в Гербарий Биолого-почвенного института ДВО АН СССР (БПИ, VLA).

Скалы, на которых обнаружена беламканда китайская, обрываются прямо к морю, высота их примерно 2.5—3 м, поэтому растения здесь подвергаются постоянному воздействию морских брызг, а во время штормов скалы захлестываются волнами. Так как почва имеется лишь в понижениях и расщелинах, сплошной растительный покров отсутствует.

Совместно с *Belamcanda chinensis* произрастают *Allium senescens* L., *Orostachys iwarenge* (Makino) Hara, *Koeleria tokiensis* Domin, *Thalictrum minus* L., *Hemerocallis middendorfii* Trautv. et Mey., *Euphrasia maximowiczii* Wettst., *Hypericum*

ascyron L., *Patrinia scabiosifolia* Fisch. ex Link, *Achillea mongolica* Fisch. ex Spreng., *Inula japonica* Thunb., *Syneilesis aconitifolia* (Bunge) Maxim., *Picris koreana* (Kitam.) Worosch., *Artemisia mandshurica* (Kom.) Kom., *Paraixeris denticulata* (Houtt.) Nakai, *Turczaninowia fastigiata* (Fisch.) DC., *Potentilla chinensis* Ser., *P. fragarioides* L., *Geranium sibiricum* L., *Galium verum* L., *Vicia cracca* L., *Hieracium umbellatum* L., *Arthraxon langsdorfii* (Trin.) Roshev., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Viola patrinii* Ging., *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames, *Juncus filiformis* L., *Oenothera biennis* L.[1]

В 1982 г. из этого местообитания беламканда китайская была успешно интродуцирована в Ботанический сад ДВО АН СССР, и в настоящее время ведутся работы по ее размножению в культуре.

ЛИТЕРАТУРА

Валова З. Г. К некоторым особенностям флоры и растительности юга Хасанского района. — В кн.: Комаровские чтения. Вып. 12. Владивосток: Прим. кн. изд-во, 1964, с. 26—45. — *Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И.* Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 491 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н.* Определитель растений Дальневосточного края. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1931. 622 с. — *Красная* книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1975. 204 с. — *Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 460 с. — *Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 2-е изд. Т. 2. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 480 с. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. 2-е изд. доп. / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1981. 264 с. — *Федченко Б. А.* Род *Belamcanda* Adans. — В кн.: Флора СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 576—577. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 232 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Ботанический сад ДВО
АН СССР,
Владивосток.

Получено 3 III 1987.

УДК 582.635.5 : 581.9 (571.6) Бот. журн., т. 72, № 11

В. Ю. Баркалов

BOEHMERIA TRICUSPIS (*URTICACEAE*) — НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР ВИД С КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

V. Yu. BARKALOV. *BOEHMERIA TRICUSPIS* (*URTICACEAE*), A NEW SPECIES FOR THE USSR FLORA FROM THE KURIL ISLANDS

Приводится новый для флоры СССР вид — *Boehmeria tricuspis*, собранный на о. Кунашир.

При флористическом обследовании западной части о. Кунашир в 1985 г. мы выявили вид рода *Boehmeria* — *B. tricuspis* (Hance) Makino. Согласно J. Ohwi (1965), к роду *Boehmeria* относятся около 100 сложных в таксономическом отношении видов, произрастающих в тропиках земного шара. Представители этого рода — деревья, кустарники и многолетние травы. Во «Флоре СССР» (Ярмоленко, 1936) для Западного Закавказья приводится кустарниковый вид *B. nivea* (L.) Gaud., известный в культуре и происходящий из Китая.

Приводим описание и изображение *B. tricuspis* (см. рисунок).

Boehmeria tricuspis (Hance) Makino, 1912. Bot. Mag. Tokyo, 26 : 387. — *B. platyphylla* var. *tricuspis* Hance, 1874. Japan. Journ. Bot. : 261. — *B. japonica*

[1] Номенклатура приведенных видов дается по С. К. Черепанову (1981).



Boehmeria tricuspis.

1 — верхняя часть растения; *2* — семянка, заключенная, в околоцветник.

var. *tricuspidata* Maxim., 1876 in Mél. Biol., 9 : 642. Icon. : Makino, 1940. Ill. Fl. Nippon : fig. 1923. — Бомерия трехостроконечная.

Многолетнее травянистое растение до 80 см выс. Стеблей несколько, прямых, простых, рассеянно-короткоопушенных. Листья тонкие, яйцевидно-округлые, 8—12 см дл. и 4—8 см шир., по краю крупнозубчатые, на верхушке глубоко надрезанные и с длинным хвостовидным окончанием между вырезами, в основании ширококлиновидные до усеченных, сверху коротковолосистоопушенные, снизу опушенные главным образом по жилкам. Клубочки цветков зеленоватые, собраны в редкие кисти, выходящие попарно из пазух верхних стеблевых листьев (наши образцы только с пестичными цветками). Семянки около 1.5 мм дл., заключенные в мельчайше опушенный околоцветник. Столбик около 1.5 мм дл. Цв. — VIII. Распространение: «Курильские острова, о. Кунашир, 4 км юго-за-

паднее Назарово, выс. 677.4 м, на каменистом склоне выше водопада, под пологом зарослей ольховника, массово, 12 VIII 1985 г., В. Ю. Баркалов».

B. tricuspis является новым для флоры СССР видом, ареал которого охватывает Японию (от Хоккайдо до Кюсю), Китай (обычное), п-ов Корея, южные Курильские острова. На южных Курилах проходит северная граница его распространения. На о. Кунашир *B. tricuspis* встречен нами только один раз в лесном поясе на каменистом склоне в верховье горного ручья в сообществе с *Poa neosachalinensis* Probat., *Melica nutans* L., *Patrinia gibbosa* Maxim., *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz. Этот вид, вероятно, тяготеет к западному побережью, имеющему по сравнению с восточным большее число солнечных дней. Нет сомнений в том, что при дальнейших исследованиях будут выявлены новые местонахождения этого вида.

Гербарные образцы *B. tricuspis* хранятся во VLA, LE, MHA.

Автор благодарит И. А. Грудзинскую за оказанную помощь в уточнении определения вида.

ЛИТЕРАТУРА

Ярмоленко А. В. Род Бомерия — *Boehmeria* Jacq. — В кн.: Флора СССР. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 396. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

Биолого-почвенный институт
ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 10 III 1987.

УДК 502.75 Бот. журн., т. 72, № 11

Г. Ф. Прядко

О НЕКОТОРЫХ РЕЛИКТОВЫХ И НОВЫХ ДЛЯ ФЛОРЫ КАЗАХСТАНА ВИДАХ

G. F. PRYADKO. ON SOME RELIC AND NEW SPECIES OF KAZAKHSTAN FLORA

В горах Ерментау Целиноградской обл. обнаружены реликтовый вид *Rhinactinidia eremophila* и новые для флоры Казахстана виды: *Allium sphaerocephalon*, *Potentilla patula*, *P. pensylvanica*. Эти виды следует включить в новые издания Красной книги СССР и Казахстана.

В 1981—1984 гг. мы провели флористические исследования в горах Ерментау Целиноградской обл. В этом малоисследованном районе собран большой гербарный материал, при изучении которого были обнаружены реликт — *Rhinactinidia eremophila* Novopokr. ex Botsch. и несколько видов, новых для флоры Казахстана.

Rhinactinidia eremophila был найден в 1981 г. в единственном экземпляре в северной оконечности сухой горной гряды Сункаркия. Поиски этого вида в дальнейшем (1982 г.) были безуспешными, хотя место находки обследовано весьма тщательно. Следует заметить, что 1982 г. выдался сухим и холодным, травы отрастали медленно и почти всю вегетацию находились в угнетенном состоянии. В 1983 г. поиски возобновили. Этот год по сравнению с прошлым с весны оказался влажным и теплым, все травы хорошо отрастали и вегетировали. В середине мая на хр. Сункаркия, немного севернее от места первой находки, мы встретили десятки экземпляров ринактинидии. Растения находились в фазе бутонизации — начале цветения. Буквально на следующий день погода резко изменилась — температура понизилась до минусовой и выпал снег, который держался более суток, после чего наступило устойчивое потепление. Три недели спустя, вернувшись к месту находки, мы обнаружили цветущую ринактинидию. Растения не пострадали, напротив, у них хорошо сформировались подушки и их цветение уже подходило к концу. На отдельных корзинках со-

зрели семена. Затем мы стали находить ринактинидию и на других хребтах гор Ерментау: Койтас, Алтынтау, Каратау, Жан-тобе, Ортынжал и Акдым. Но обнаруживали лишь небольшие популяции от нескольких до десятков особей. При этом заметных различий во внешнем облике растений из разных местообитаний не наблюдалось, за исключением окраски венчика, которая варьировала от белого до светло-фиолетового цвета. Во всех найденных куртинках значительно преобладали старовозрастные особи. Этот факт, а также неспособность отрастать в неблагоприятные годы указывают на угасание популяции. Сухие горные хребты Ерментау, по-видимому, являются ее последним убежищем на западе ареала.

Интересно отметить особенности экологической приуроченности ринактинидии. Ее куртины обитают на бедных сухих щебнистых почвах (предпочитает склоны северной экспозиции как более влажные), и, видимо, только это позволило растению выжить в конкурентной борьбе с более мезофильной растительностью. Ринактинидия приспособилась к существованию в изреженных петрофитных ассоциациях (с проективным покрытием 30—50 %). Сообщество, в котором можно встретить ринактинидию, состоит из видов *Echinops ritro*, *Orostachys spinosa*, *Centaurea sibirica*, *Seseli ledebourii*, *Veronica incana*, *Helictotrichon desertorum*, *Alyssum lenense*, *A. tortuosum*, *Artemisia frigida*, *Cerastium arvense*, *Carex supina*, *Thymus minussinensis*, *Dianthus acicularus*. Это типичный петрофитный вариант растительности сухой степи.

Ринактинидия сохранилась как реликт флоры горных степей со времени одной из фаз жаркого и сухого климата третичного периода. Плиоценовый возраст у этого растения предполагают Л. И. Малышев и Г. А. Пешкова (1979). Они впервые обнаружили небольшую популяцию ринактинидии в Сибири, на западном побережье Байкала. Считалось, что этот вид встречается в Казахстане, в районе оз. Балхаш и на горе Актау в южной части Акмолинской обл. (Шишкин, 1949).

Впервые это растение стало известно в 1835 г. после его описания ботаником А. А. Бунге как *Aster eremophilus* Bunge. Собрано оно было в Чуйской степи Юго-Восточного Алтая, где в последующем его обитание подтверждали и другие исследователи.

С тех пор растение неоднократно переименовывалось. В частности, довольно долго оно носило название *Krylovia eremophila* (Bunge) Schischk. (1949), а теперь должно называться *Rhinactinidia eremophila* (Bunge) Novopokr. ex Botsch. (1986).

Встреченные нами популяции ринактинидии на сухих хребтах гор Ерментау, по-видимому, являются остатками некогда ее обширного ареала в Средней Азии и Сибири. Ныне этот вид известен и в Монголии.

Таким образом, *Rhinactinidia eremophila* является видом консервативным, угасающим и при отсутствии охраны обреченным на вымирание. Как редкий исчезающий реликт он должен быть включен в новые издания Красной книги СССР и Казахстана.

В горах Ерментау мы нашли 3 вида, не включенных в списки флоры Казахстана. Вот краткие сведения об этих флористических находках.

1. *Allium sphaerocephalon* L. Найден только в ущелье хр. Каскыртау 15 VI 1983 г.

2. *Potentilla patula* Waldst. et Kit. Встречается на остепненных лугах, в луговых степях и на щебнистых склонах. Вид собран на щебнистых почвах сухого горного хр. Каскыртау, юго-западнее зимовки «Шайшкуль» 16 V 1981 г. Этот вид ранее не приводился для территории СССР. По мнению Р. В. Камелина (Карамышева и Рачковская, 1973), *P. patula* широко представлен в степной зоне.

3. *Potentilla pensylvanica* L. (=*P. strigosa* Pall., *P. sibirica* Th. Wolf.). Вид редкий, собран на сухих щебнистых почвах каменистой сопки хр. Каратау 8 VII 1981 г. и в скальной расщелине на вершине горной гряды, юго-западнее зимовки «Шайшкуль» 18 VI 1983 г. С. К. Черепанов (1981) отмечал, что произрастание этого вида на территории СССР нуждается в подтверждении.

Эти виды были определены в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР Р. В. Камелиным и В. П. Бочанцевым.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцев В. П. О роде *Rhinactinidia* Novopokr. — Нов. сист. высш. раст., 1986, т. 23, с. 180. — *Карамышева З. В., Рачковская Е. И.* Ботаническая география степной части центрального Казахстана. Л.: Наука, 1973. 278 с. — *Малышев Л. И., Пешкова Г. А.* Нуждаются в охране. Новосибирск: Наука, 1979. 174 с. — *Тамамшян С. Р.* Род *Krylovia* Schischk. — В кн.: Флора СССР. Т. 25. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 132. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шишкин Б. К. Krylovia* Schischk. — В кн.: Флора Западной Сибири. Т. 11. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1949, с. 2671. — *Юзепчук С. В.* Род *Potentilla* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 10. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 203.

Ленинградский
сельскохозяйственный институт.

Получено 5 III 1987.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

Профанация ботаники

(О переводе книги: Браун Винсон. Настольная книга любителя природы / Пер. с англ. Н. Е. Вольцингера, науч. ред. д-р биол. наук Б. Ф. Сергеев. — Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 280 с. Т. 200 000 экз. Ц. 1 р. 20 к.)

V. N. TIKHOMIROV. (*A REVIEW*). PROFANATION OF BOTANY (ON THE TRANSLATION OF WINSON BROWN'S BOOK «HANDBOOK OF NATURE AMATEUR»)

Не станем обсуждать все содержание книги В. Брауна. Ее замысел и конструкция по-своему интересны. Как указывает редактор, книга «на родине имела большой успех» (с. 5). Вполне вероятно, но тем не менее можно серьезно сомневаться в целесообразности ее перевода и издания в нашей стране. Многие из развиваемых автором концепций по меньшей мере спорны, подходы не отвечают принятым в отечественной науке, а рекомендации противоречат тому, чему мы учим школьников, студентов и на что ориентируем исследователей. Особенно это касается всяческого коллекционирования, и робкие редакторские ремарки в предисловии совершенно недостаточны, чтобы правильно настроить читателя в отношении собирания гербария, содержания животных в неволе и тому подобных занятий, ведущих к истреблению растений и животных.

Допустим, с этим еще можно было как-то смириться, но чего никак нельзя ни принять, ни оправдать — это вопиющего непрофессионализма, проявленного при переводе на русский язык всех разделов книги, имеющих отношение к ботанике.

Затрудняемся судить, кто больше виноват в этом — переводчик, бравшийся дословно переводить ботанические термины, что совершенно недопустимо, коль скоро для них существуют общепринятые русские эквиваленты, или же редактор, оказавшийся не в состоянии исправить ошибки перевода. Вероятно, нужно было сличать перевод с английским оригиналом, но это в данном случае было бы занятием бесполезным. Дело не в этом. Важно прямо и со всей ответственностью сказать, что в том виде, в каком ее получил русский читатель, книга вредна, демонстрирует полное пренебрежение к ботанике как отрасли знания, грубо искажает идейное содержание нашей науки и буквально на каждой странице имеет такие «перлы», каждый из которых сам по себе может рассматриваться как чрезвычайное происшествие в издании, призванном вроде бы пропагандировать и популяризировать биологические знания.

В морфологию, например, «вводит» рис. 6.1 (с. 46) с изображением растения лилии. Здесь бутоны названы молодой почкой и раскрывшейся почкой, листочки околоцветника — лепестками, о луковице ни слова не сказано — она включена в «корневую систему». Рядом, на с. 47 (рис. 6.2), — фантастическая «схема цветка из рода розы»; чашечкой назван гипантий; на вершине гипантия изображен «подпестичный диск», к которому прикреплены тычинки и «изолированные пестики». Но это — «цветочки». Дальше, на с. 100 (рис. 12.1), вместо корня проростка фигурирует «корневой побег, растущий книзу», не говоря уже о плоде бобового — «стручке»; на с. 104 (рис. 12.6) «мужская половая клетка сливается с неоплодотворенной семяпочкой»; на с. 107 (рис. 12.8) стебель ржи изображен как сплошной, состоящий только из сердцевины и хаотично разбросанных в ней

«сосудистых пучков»; в «сечении ствола дерева» центр занимает «ядро», окруженное сердцевиной, далее следуют «годовые кольца», пронизанные по радиусам «сосудистыми лучами». Другие рисунки этим не уступают. Рис. 18. 17 — «Пыльник однобратственный (со сросшимися тычинками)». На рис. 18.14 изображен пыльник, вскрывающийся клапаном, а в подписи — «пыльник с раскрывающимися створками». Тут же (рис. 18.16) фигурируют «цветки с прилистниками» (по-видимому, зонтик с оберткой). Плод *Corylus colurna* с плюской назван «орех в лиственном конверте» (рис. 18.19), а корзинка сложноцветного — «головка цветка с оберткой» (рис. 18.29). То, что изображает, по-видимому, корону *Asclepiadaceae* (рис. 18.34), именуется «пучок тычинок с колпачко-образным выступом». Типы плацентации названы основными типами строения семяпочек (рис. 18.39). Можно не продолжать. . .

Сведения о классификации растений одновременно фантастичны, эклектичны и противоречивы. «Все растения подразделяются на пять больших типов. Первый... — зеленые водоросли, морские водоросли и одноклеточные растения; второй — грибки (так! — *В. Т.*) и бактерии; третий — мхи и печеночники; четвертый — папоротники и, наконец, пятый — цветковые и хвойные растения» (с. 45). Вряд ли эта цитата заслуживает разбора — вся она от начала до конца говорит сама за себя. Но дальше — больше. «Как и животный мир, растительный мир имеет свою классификацию. Самым обширным разделом является подцарство (почему не царство? — *В. Т.*), затем следует класс (а где отдел? — *В. Т.*), отряд (это уж явно из области зоологии! — *В. Т.*), семейство, триба, род, подрод (подклассов, подсемейств и т. п., по-видимому, не существует. — *В. Т.*) и, наконец, вид, а иногда еще и подвид» (с. 109). Далее идет пояснение. «Род *Solidago*. . . относится к трибе цикорий (именно так! — *В. Т.*) — *Cichoriedae*» (!) (с. 109). «Эта триба принадлежит к семейству сложноцветных *Compositae*, а оно к отряду астр *Asterales*» (с. 109). Но далее, в главе 18 «Классификация и изучение растений» (с. 192—194), никаких *Asterales* мы не найдем. В тексте также упоминается семейство *Compositae*, «крошечные цветки которого имеют полностью сросшиеся лепестки, нижнюю завязь и головку в виде цветка» (с. 194). На с. 193 приведена схема «Эволюционные отношения между семействами цветковых растений», но на схеме нет ни *Compositae*, ни *Asterales*, зато есть семейство *Asteraleaceae* (наряду с *Cactaleaceae*, *Hydraleaceae*, *Umbellaleaceae* и т. п.). На схеме изображен ухудшенный вариант «кактуса Бесси», причем порядки названы семействами и снабжены указанными выше фантастическими наименованиями.

Вся эта маленькая главка, посвященная классификации и эволюции растений, упрощенная до ошеломляющего примитивизма, содержит такие феерические «новации», что, как говорят, оторопь берет. Снова цитируем дословно, поскольку комментарии излишни. «Класс двудольных разбивается на две основные ветви растений — имеющих трубчатые и воронкообразные цветки. Типичным представителем первых является роза. . ., вторых — ипомея. . . Воронкообразные берут начало от семейства *Ranaceae*. . ., цветки которого имеют много отдельных пестиков, лепестков и тычинок. . . У семейства *Caryophyllaceae*. . . уже меньше частей цветка и сросшиеся пестики. У. . . *Primulaceae*. . . цветки спайнолепестные, то есть их лепестки соединяются, но лишь у основания, и частей цветка еще меньше — всего пять. У следующего за ним семейства *Polemoniaceae*. . . только один пестик и пять сросшихся лепестков. Эту генеалогическую ветвь венчают два высших семейства — *Labiaceae*. . . и *Scrophulariaceae*. . ., у которых частей цветков еще меньше и венчик состоит из неодинаковых, тесно сросшихся лепестков» (с. 193). Аналогичным образом и с такой же легкостью «ветвь трубчатых цветков начинается семейством *Rosaceae*» и т. д. (с. 193). Таким вот лихим образом изложены невероятно фантастические сведения о филогении цветковых растений.

Наконец, «Словарь употребительных ботанических терминов» (с. 209—212), который «поможет вам пользоваться определителями растений в других руководствах» (с. 209), даже при поверхностном знакомстве с ним превращается в обвинительное заключение. Снова предоставляем судить самим читателям, может ли помочь им чем-то, например, такое:

«Верхняя цветковая чешуя — чешуйчатообразный хохолок (видоизмененный элемент чашечки), прикрепленный у подсолнечниковых к семянке и предназна-

ченный удерживать ее на ветру. У злаковых — верхний из двух видоизмененных прицветников ниже особи цветка» (с. 209).

«Головка — встречается у цветков, соцветия которых расположены в виде округлой грозди (клевер); часто выглядят как один цветок (у подсолнечниковых)» (с. 209).

«Колосок — придаточный (вторичный) колос» (с. 209).

«Лигула — язычок, похожий на короткую ленту или полоску, как луч в цветках подсолнечниковых. У злаковых — внешняя часть гиалиновой (прозрачной) мембраны (покров колоска)» (с. 209).

«Нераскрывающийся — тип растения, плоды и коробочки которого не растрескиваются» (с. 210).

«Перистое — расположение листиков, окружающих стебель вдоль по обе его стороны» (с. 210).

«Подпестичный диск — разрастание или набухание цветоложа вокруг завязи. У *Compositae* (сложноцветные подсемейства подсолнечниковых) на нем находятся маленькие центральные цветки, окруженные более крупными краевыми цветками, расположенными на внешнем ободке диска» (с. 211).

«Полузонтик — соцветие, в котором центральный цветок расцветает первым» (с. 211).

«Шлем — длинная или шлемовидная верхняя губа венчика цветка (мяты или норичника шишковатого)» (с. 212).

«Щиток — соцветие, в котором цветоножки цветков имеют разную длину» (с. 212).

Рецензент просит извинить его за длинные цитаты, но они красноречивее любых комментариев. На таком фоне уже не кажется удивительным, что на семенах дурнишника есть крючочки (с. 213), а у одуванчиков «семена снабжены пушинками» (там же), что у ели и сосны есть прицветники (с. 195), что «зонтики цветка» бывают «костянковые, или ягодные» (там же), что «мешочек (листовка)» — это «семянка с очень тонким околоплодником» (там же) и даже что росянка захлопывает «лепестки цветка или листья, захватывая насекомых» (с. 212). То, что какой-то рдест назван «прудовой водорослью» (с. 87), что «все части цветка возникли из листа в процессе эволюции» (с. 103), а «у основания пестика обычно располагаются одна или несколько завязей» (с. 103), воспринимаешь уже почти спокойно.

Достаточно примеров. Суть дела совершенно ясна.

Но как квалифицировать содеянное? Как оценить вред, который принесло это издание, адресованное массовому читателю? Как в наше время борьбы за качество вообще может появляться подобная продукция, а хорошие книги лежат и чего-то ждут?

Надо назвать вещи своими именами. Переводчик обнаружил полную несостоятельность, а редактор — очевидную недобросовестность. Издательство выпустило — даже не скажешь брак: брак — это когда в изделии есть какие-то отдельные дефекты, — а мы имеем дело с продукцией, которая по серьезному счету должна была бы вся, целиком, не выходя из типографии, пойти в «отвалы», под нож, и это было бы лучшей услугой читателям.

Нам трудно судить, как все это могло случиться. Рецензенты не указаны, да и были ли они? Кто конкретно санкционировал выпуск книги? Может статься, что виновных сейчас и не найдешь, а найти их и привлечь к самой строгой ответственности необходимо. Пока случай с книгой В. Брауна представляется беспрецедентным. Страшно, если подобное сможет повториться.

Московский государственный университет.

В. Н. Тихомиров.

Получено 7 I 1987.

E. Knobloch, D. H. Mai. Monographie der Früchte und Samen in der Kreide von Mitteleuropa. — Rozpravy: Ustredniho ustavu Geologickeho, 1986, Svarek 47. 219 p. (**Э. Кноблох, Д. Х. Май. Плоды и семена из меловых отложений Средней Европы.** 1986. 219 с.)

K. P. PROSKURIN. *E. KHOBLOCH, D. H. MAI.* MONOGRAPH OF FRUITS AND SEEDS FROM THE CRETACEOUS DEPOSITS OF THE MIDDLE EUROPE. 1986

Ископаемые плоды и семена известны европейским палеоботаникам почти полтора столетия, но отечественные палеокарпологи традиционно уделяли больше внимания кайнозойским флорам, а к изучению мезозойских, в частности меловых семенных флор, по-настоящему еще не приступали. Очень немногочисленные материалы, опубликованные, например, В. А. Самылиной (1968), П. И. Дорофеевым (1979), И. Н. Сребродольской (1983), едва приоткрывают это поле деятельности. На Урале, в Казахстане, Сибири широко распространены меловые континентальные отложения, содержащие растительные остатки вполне удовлетворительной сохранности, и потому изучение меловых флор — ближайшая задача советских палеокарпологов. Исследования будут сложными: территории, подлежащие изучению, огромны, методика обработки материала весьма трудоемка, а палеокарпологов мало. Все это (наряду с другими причинами) сдерживает развитие палеокарпологии мела, но приступать к работе нужно, для начала хотя бы лишь накапливая и предварительно обрабатывая коллекции мезозойских диаспоридиев. Наши зарубежные коллеги в силу давних палеоботанических традиций, работая на сравнительно небольших территориях европейских государств, чаще обращались к изучению семян и плодов мелового времени. Рецензируемая книга написана по материалам, собиравшимся на протяжении 20 лет в ПНР, ЧССР, ГДР, ФРГ, ВНР и Австрии. Уже одно перечисление стран заслуживает того, чтобы отметить работу как уникальный опыт в мировой палеоботанике, особенно в палеокарпологии. Охарактеризую структуру работы. В ней 9 поименованных частей. За небольшим «Введением» (с. 11—12) следует раздел (с. 13—14), очень кратко вводящий читателя в методику обработки образцов меловых пород; здесь же изложены условия нахождения материала, особенности его сохранности, вопросы седиментации и т. п. В третьем разделе (с. 15—43) рассматривается стратиграфия местонахождений по литературным данным и исследованиям авторов; приведены сводные таблицы описанных видов (с указанием их встречаемости и количества остатков), которые дополнены картами местонахождений. Четвертый раздел (с. 44—46) посвящен истории изучения меловых растений в Европе от начала XIX в. до 80-х годов нынешнего столетия. Пятый, важнейший раздел книги (с. 47—157), содержит описание родов и видов. Всего приведено 85 родов (46 из них установлены авторами), охватывающих 270 видов; 59 родов распределились в 27 современных семейств хвойных и цветковых растений; 26 родов отнесены к цветковым, не имеющим определенного систематического положения. Семейства снабжены ключами для определения родов, а в описании родов имеются таблицы для различения видов. Роды неясного положения (исключая монотипные) описаны также с приведением ключей для определения видов. Очерк развития покрытосеменных в мелу, по данным палеокарпологии, очень сжат (с. 158—159). В следующем разделе (с. 160—174) разбираются фитогеографические аспекты истории меловых цветковых. Здесь, кроме пространного текста, показаны 15 схематических ареалов нескольких родов и семейств (*Typha*, *Menispermaceae*, *Nymphaeaceae*, *Hamamelidaceae*, *Aphananthe*, *Gironniera*, *Eurya*, *Pentaphylax*, *Cyrillaceae*, *Clethra*, *Leucothoe*, *Aldrovanda*, *Meliosma*, *Araliaceae*, *Icacinaceae*), что особенно интересно для ботаников, занимающихся историей современной флоры. Предпоследний раздел (с. 175—179) содержит сводную таблицу геологического распространения родов хвойных и цветковых растений от сеномана до палеогена. В заключительном разделе (с. 180—182) приведен полный список местонахождений с указанием глубин взятия образцов и возраста соответствующих отложений. Справочно-вспомогательный и научно-справочный аппарат книги включает подроб-

нейшее оглавление, список литературы из 223 названий (42 — статьи и книги отечественных авторов), систематический указатель латинских названий растений (с. 190—196) и 2 резюме — на чешском и английском языках. Издание хорошо иллюстрировано (56 фототаблиц и 37 схематических рисунков в тексте). Крайне важно, что изображены остатки всех описанных таксонов, причем широко применен сканирующий электронный микроскоп (часть фотографий представлена другими палеоботаниками). Книга большого формата, на отличной бумаге, написана лаконичным языком и набрана удобочитаемым шрифтом.

Отметим некоторые недостатки. На с. 47 приведена номенклатурная комбинация авторов *Geinitzia krishtofovichii* (Dorofeev) Knobloch et Mai comb. nov., для которой базионимом является название *Seletya krishtofovichii* Dorof. (Дорофеев, 1979: 321—325). С этой комбинацией нельзя согласиться, так как в тексте нет доказательств (или ссылок на литературу с доказательствами) тождества родов *Seletya*, описанного по семенам из Казахстана, и рода *Geinitzia* Endl. (Endlicher, 1847 : 280—281), описанного по олиственным побегам из Европы. В книге 25 новых комбинаций, но проверить все я не имел возможности. На с. 93 вымерший род *Epacridicarpum* Chandler помещен в сем. *Cyrillaceae*, хотя совокупность признаков с неменьшей уверенностью позволяет отнести его к сем. *Epacridaceae*, что, вероятно, подразумевала и M. J. Chandler (1960 : 214—215), давая название роду. Окончательный ответ на это может дать только специальное исследование. Далее, непонятно, почему фотографии остатков видов сем. *Cyrillaceae* разбросаны в табл. 12, 20, 21, 49, 50. То же замечание относится и к изображениям остатков видов рода *Palaeoschima* Knobloch et Mai (*Theaceae*), которые помещены в табл. 13 и 15. Авторами применен традиционный (с прошлого века) в европейской палеоботанике способ обрезания фотографий по контуру, вероятно, в целях экономии места. Опыт показывает, что прямоугольные фотографии удобнее в монтаже, нагляднее в определительской работе. Впрочем, фотографии, полученные на сканирующем электронном микроскопе, даны в обычном для нас виде. Обошли молчанием авторы и методику фотографирования объектов. К сожалению, не применен в работе анатомический метод, продуктивность которого для палеокарпологической систематики меловых семян показана в статье Дорофеева (l.c.).

Эти замечания не портят прекрасного впечатления от знакомства с рецензируемой работой, и остается только пожелать скорейшего появления подобных исследований в отечественной палеокарпологии.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. О семенах меловых хвойных. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 3, с. 305—317. — *Самылина В. А.* Ранние покрытосеменные с территории Советского Союза (по данным изучения листьев и плодов). — Бот. журн., 1968, т. 53, № 11, с. 1517—1530. — *Сребродольская И. Н.* Новые раннемеловые растения из Забайкалья. — Палеонтол. журн., 1983, № 4, с. 117—120. — *Chandler M. J.* Plant remains of the Hengistbury and Barton beds. — Bul. Brit. Mus. Nat. Hist. Geology, 1960, vol. 4, N 6, p. 191—238. — *Endlicher St.* Synopsis Coniferarum. Sangalli, 1847. 368 p.

К. П. Проскурин.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 III 1987

ХРОНИКА

УДК 006.3 : 581.526.33 (47+57)

IX ВСЕСОЮЗНЫЙ СЕМИНАР-ЭКСПЕДИЦИЯ «РЕСУРСЫ БОЛОТ СССР И ПУТИ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ» (ХАБАРОВСК, 27 IX—3 X 1986)

M. S. BOCH. THE IX ALL-UNION SEMINAR-EXPEDITION «THE USSR SWAMP RESOURCES AND WAYS OF THEIR UTILIZATION» (KHABAROVSK, SEPTEMBER, 27 — OCTOBER, 3, 1986)

Полевые семинары стали традиционными для болотоведов. В отличие от всесоюзных совещаний по болотоведению они проходят летом или в начале осени на болотах различных регионов страны и посвящены в основном знакомству с растительностью и типами болот. Число участников последних семинаров достигало 40 человек. Начиная с 1968 г. было организовано 8 семинаров: по Карелии, Южному Ямалу, Эстонии, в юго-западную часть Вологодской обл., в Западную Сибирь, Ленинградскую область, северную часть Литовской ССР (г. Паланга, низовья р. Неман), Карельское Прибеломорье (города Кемь, Беломорск). IX семинар был организован Хабаровским комплексным научно-исследовательским институтом — ХабКНИИ (теперь Институт экологии и водных проблем) ДВО АН СССР совместно с секцией болотных биогеоценозов Научного совета АН СССР по проблемам биогеоценологии и секцией болотоведения Всесоюзного ботанического общества.

В работе семинара участвовали 40 человек из 23 организаций 13 городов (Москва, Ленинград, Тарту, Таллин, Вильнюс, Калинин, Петрозаводск, Йошкар-Ола, Свердловск, Красноярск, Владивосток, Хабаровск, Благовещенск). Особенностью состава данного совещания было значительное участие сотрудников проектных организаций (Дальгипрозем, Союздальгипрорис, Гипроводхоз и др.), заинтересованных в освоении болот.

Тематика семинара — ресурсы болот и пути их использования — отражала вопросы, интересующие производственные организации, а также тех, кто имеет дело с охраной болот. Семинар продолжался 6 дн, на нем были заслушаны 4 доклада и 20 сообщений. В день открытия к участникам семинара обратились представители крайкома КПСС и дирекции Института, которые коротко охарактеризовали проблемы края и возможную роль болот при решении ряда сельскохозяйственных, медицинских и других проблем. В докладе **С. Э. Вомперского** (Москва) говорилось о биогеоценотическом изучении природы болот в связи с их рациональным использованием. **М. С. Боч** (Ленинград) и **В. В. Мазинг** (Тарту) посвятили свой доклад ресурсам болот, разделив их на материальные (торфяные, земельные, биологические и др.) и нематериальные (социально-экономические): информационные и культурно-эстетические. Сделана попытка оценки каждого ресурса.

В. К. Константинов (Ленинград) — специалист по лесной мелиорации — доложил о проблемах лесохозяйственного освоения болот. По его данным, в СССР осушено 1.5 млн га лесов, средняя заболоченность лесного фонда достигает 21 %. Организатор совещания, специалист по болотам Дальнего Востока Ю. С. Прозоров сделал доклад о ресурсах болот Дальнего Востока и путях их использования. Он подчеркнул, что этот регион очень нуждается в землях для возделывания, а также в торфяных удобрениях, поэтому болота являются здесь весьма перспективными угодьями. Однако их мелиорацию нельзя проводить по европейским шаблонам из-за специфики климата и рельефа. Кроме того, болота играют большую роль в сохранении равновесия ландшафта, задерживают паводковые воды, препятствуя наводнениям.

Следующий день семинара был посвящен знакомству с уссурийской тайгой и болотами-марями. Сначала состоялась экскурсия в дендрарий ДальНИИЛХа (основанный в 1935 г. и расположенный на окраине Хабаровска), где собрано 700 видов деревьев и кустарников. Участки хвойно-широколиственного леса были показаны экскурсантам в 30 км к югу от

Хабаровска в окрестностях пос. Корфовское. Здесь господствуют ель аянская и корейская, пихта, клен зеленокорый и маньчжурский, липа амурская и маньчжурская, орех маньчжурский и др., а в подлеске — аралия маньчжурская, элеутерококк, бересклеты и другие многочисленные виды уссурийской тайги, которая осенью была очень живописно расцвечена всеми тонами красного, желтого, коричневого и зеленого. Неподалеку от этого леса расположены дубравы из дуба монгольского. На территории Хехцирского опытного лесхоза мы осмотрели типичное болото-марь с неглубоким (до 1 м) торфом. Оно облесено редкой лиственницей Гмелина (высотой 2—10 м), а в травяно-кустарничковом ярусе преобладают кустарнички — мирт болотный, багульник болотный и вейник (*Calamagrostis neglecta*). Моховой покров почти нацело сложен *Sphagnum magellanicum*. Было посещено и осушенное 20 лет назад болото, где почти не осталось мхов и трав, но древостой стал очень густым, особенно за счет берез.

Следующие 4 дня экскурсанты плыли вниз по р. Амур (250 км) на теплоходе с выходом на берег к намеченным для осмотра объектам. За время плавания они побывали в молодом городе Амурске, поселках Вознесенское и Троицкое и на Славянском стационаре ХабКНИИ. В окрестностях пос. Вознесенское был показан участок низинного болота (190 га), осушенный для пропашных культур (капуста, картофель, турнепс) и многолетних трав. Урожаи на мелиорированных болотах собираются уже 12 лет, но происходит большая сработка органики — 1 м слоя торфа за 10 лет. В 17 км от Вознесенского расположено обширное почти безлесное Гурское болото, характерное для Средне-Амурской низменности. Мощность торфа в среднем 2 м, его разложенность в нижних слоях доходит до 85 %. На кочках растут мирт болотный, подбел, багульник болотный, клюква, береза Миддендорфа, *Carex lasiocarpa*, росянка, *Sphagnum magellanicum*, а в топях и межкочьях — осоки, вахта, шейхцерия. Торфа Гурского болота успешно используются в местной бальнеологии. Из дальневосточных растений здесь встречаются *Smilacina trifoliata*, *Iris laevigata*, *Sanguisorba parviflora*. Особенность растительности амурских болот по сравнению с европейскими — густой ярус кустарничков, сочетающихся с мезотрофными осоками и даже вейником по фону олигомезотрофного *Sph. magellanicum*, а также наличие вышеупомянутых дальневосточных видов.

Последний день экскурсии был посвящен знакомству с работой Славянского стационара ХабКНИИ, расположенного немного выше по течению от с. Вознесенского. Здесь с 1981 г. на разных типах экосистем проводятся комплексные исследования. Основными объектами изучения являются вейниковые луга (*Calamagrostis langsdorffii*) и кустарничково-вейниково-сфагновые болота (мари). Сотрудники стационара доложили о результатах гидро-, агрохимических и гидрологических работ.

Во время экскурсий, а также в течение плавания было заслушано, как уже упоминалось, 20 сообщений. Часть из них посвящена работам хабаровских болотоведов, а в других содержалась информация о работах участников совещания. Весьма интересными были сообщения о лечебных свойствах торфов (В. И. Яхонтов, Владивосток) и об использовании болот для рисосеяния (В. Н. Дюкарев, Владивосток).

На заключительном заседании в последний день плавания были проведены общая дискуссия и обсуждение резолюции. Участники семинара отметили большую пользу подобных встреч научных работников с производственниками, а также специалистов разных профилей (ботаников, мелиораторов, почвоведов, гидрологов, агрономов и др.), занимающихся изучением и освоением болот. Из обсуждений различных вопросов стало ясно, что освоение болот не всегда является эффективным, напротив, природоохранный эффект неосушенных болот на востоке весьма велик. Другим важным итогом семинара было знакомство со своеобразной природой дальневосточных болот. Сотрудники ХабКНИИ прекрасно организовали совещание, проявили много инициативы и заботы для создания хороших условий работы и отдыха участников. Поэтому все экскурсанты выразили большую благодарность руководству и сотрудникам ХабКНИИ, а также экипажу теплохода, обслуживавшему экскурсию на самом высоком уровне.

Следующий семинар-экскурсия состоится в 1989 г. в заповеднике «Нигула» в ЭССР.

М. С. Боч.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 XII 1986.

ИНФОРМАЦИЯ О VIII ДЕЛЕГАТСКОМ СЪЕЗДЕ ВБО

VIII Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества состоится в г. Алма-Ате в период с 6 по 10 сентября 1988 года.

В работе съезда примут участие:

1) избранные в республиканских ботанических обществах и отделениях делегаты (1 делегат от 20 действительных членов ВБО);

2) члены Совета ВБО и председатели секций и комиссий Центральной организации;

3) представители от членов-коллективов.

В связи с этим руководящему составу республиканских ботанических обществ и отделений ВБО предлагается провести общие собрания членов ВБО с целью выдвижения делегатов на предстоящий съезд. Списки избранных делегатов должны быть представлены Оргкомитету съезда не позднее 1 марта 1988 г. по адресу: 197022 Ленинград, ул. проф. Попова, 2, ВБО.

Общее собрание членов Центральной организации, на котором состоится выдвижение делегатов от подразделений Центральной организации ВБО состоится в феврале 1988 г. (см. план работы секций и комиссий ВБО).

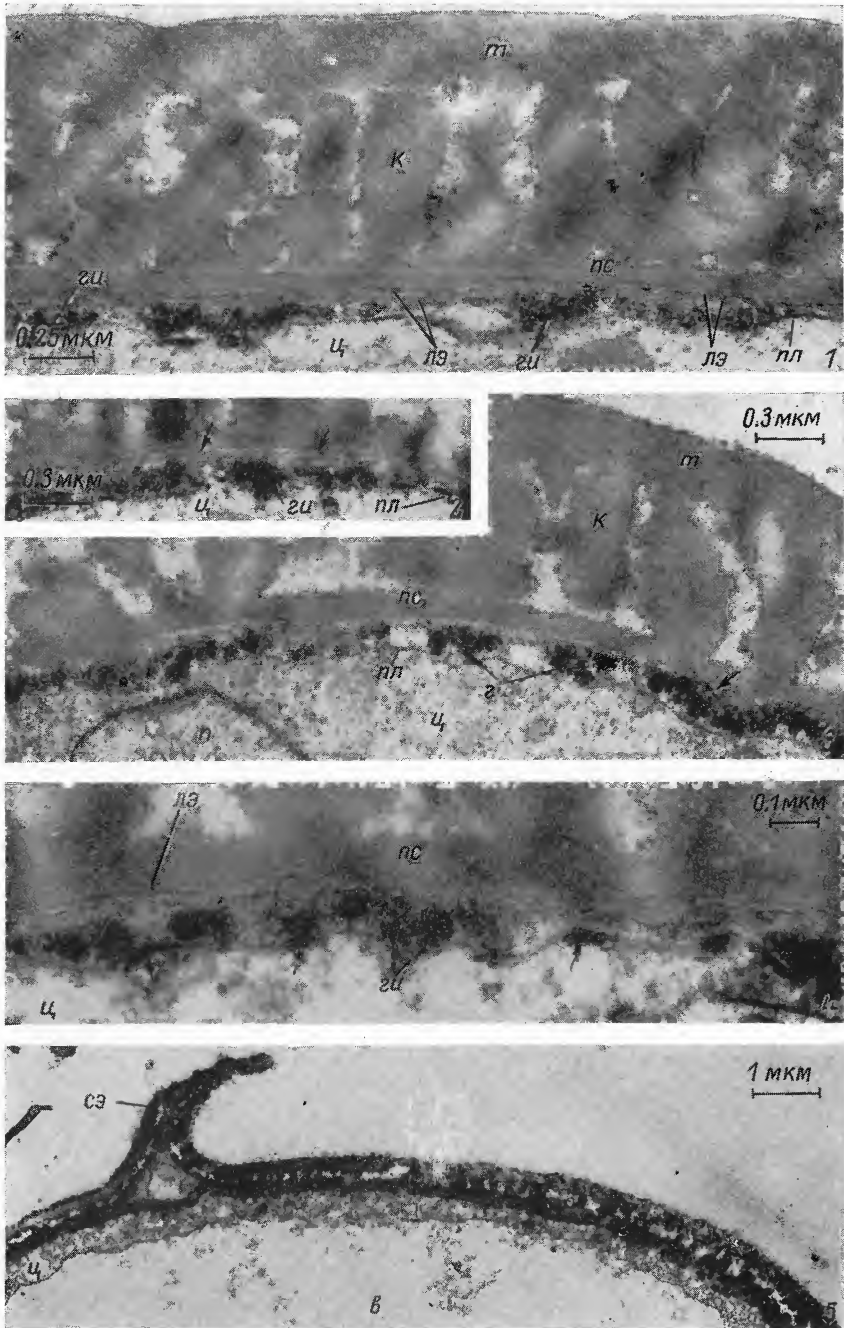


Таблица I. Начало построения первого слоя интины в посттетрадном периоде развития микроспор *Manglietia tenuipes*.

1—4 — отложение первых гранул интины I за плазмалеммой и достраивание ламелл эндэкзины, *2, 3* — фрагменты ламелл эндэкзины (*стрелки*), *4* — осмиофильное вещество под участками плазмалеммы повышенной контрастности (*стрелки*), *5* — общий вид фрагмента микроспоры со складкой экзины в области дистальной апертуры (стадия вакуолизации). *т* — тектум, *к* — колумелла, *пс* — подстилающий слой, *лэ* — ламеллы эндэкзины, *ги* — гранулы интины, *пл* — плазмалемма, *ц* — цитоплазма микроспоры, *п* — пластида, *в* — вакуоль, *сэ* — складка экзины.

1/2 I Зак. 1790



Таблица II. Развернутое построение гранулярной интины I у *Manglietia tenuipes*.

1 — активные диктиосомы, отчленяющие пузырьки с еще не конденсированным веществом гранул интины I; *2* — выделение конденсированного вещества гранул интины I за плазмалемму путем экзоцитоза пузырьков Гольджи. *uI* — интина I, *д* — диктиосома, *пГ* — пузырьки Гольджи, *эр* — эндоплазматический ретикулум. Остальные обозначения, как на табл. I.



Таблица III. Построение второго слоя интины (интины II) у *Manglietia tenuipes*.

1 — массив цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума (*гэр*) под плазмалеммой во время построения интины II; *2* — срез оболочки ацетолизированной микроспоры: все слои интины исчезли, сохранилась только экзина. *э* — экзина, *иII* — интина II. Остальные обозначения, как на табл. II .

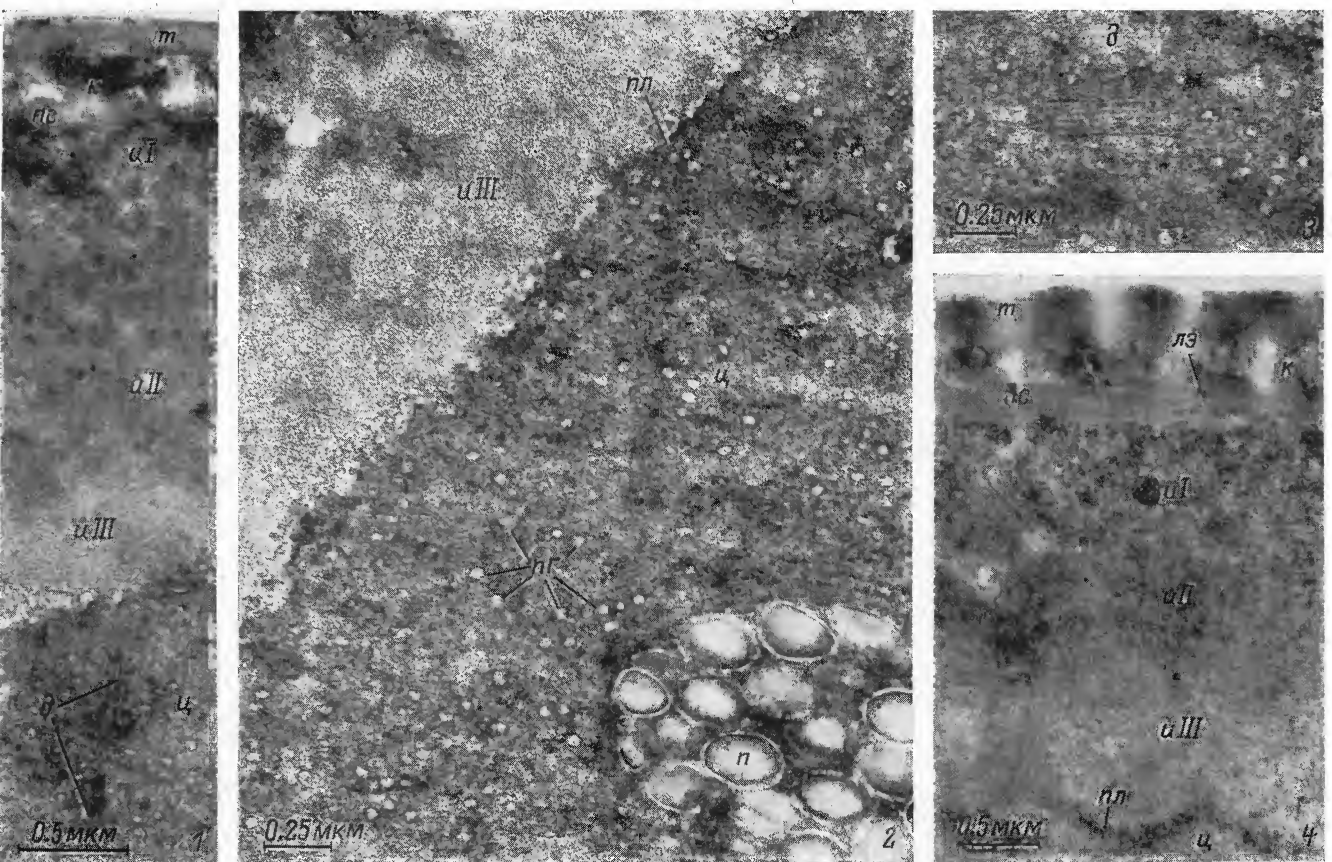


Таблица IV. Построение третьего слоя интины (*1—3*) и зрелая спородерма (*4*) *Manglietia tenuipes*.

1 — третий слой интины (интина III) в процессе построения; *2* — цитоплазма микроспоры, заполненная мелкими электронно-прозрачными пузырьками; *3* — активная диктиосома, отчленяющая мелкие пузырьки, *4* — общий вид зрелой спородермы, содержащей все слои. *и III* — интина III. Остальные обозначения как на табл. I—III.

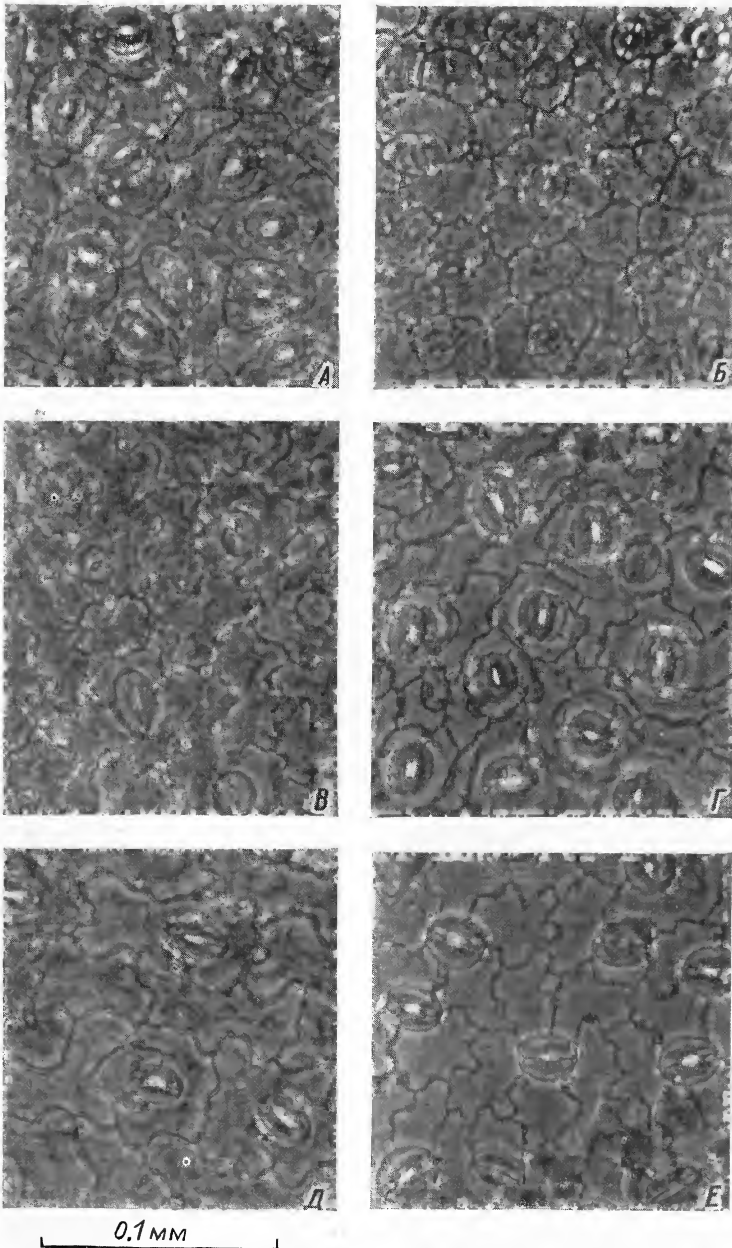


Таблица II. Фрагменты абаксиальной эпидермы листа.

А — *Angelica miqueliana*, разные типы устьиц с 2 прилегающими клетками; *Б* — *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum*, гемипарацитные, анизоцитные, редко устьица с 2 прилегающими клетками; *В* — *Aegopodium tadshikorum*, разные формы с 2 прилегающими клетками и аномоцитные устьица; *Г* — *Angelica czernaevia*, типы устьиц как на фото *В*; *Д* — *Anethum graveolens*, диацитные устьица; *Е* — *Angelica genuflexa*, аномоцитные, редко гемипарацитные устьица.

К с. 1480

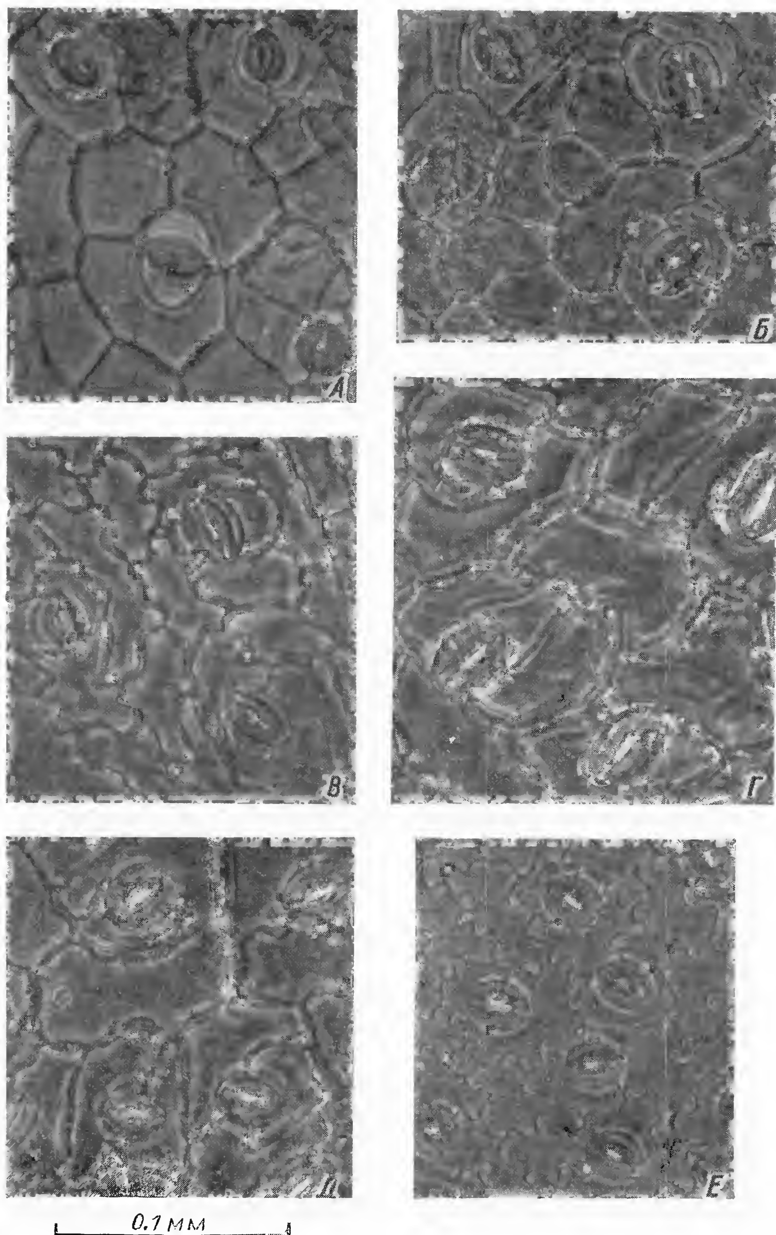


Таблица I. Фрагменты абаксиальной эпидермы листа.

А — *Hydrocotyle bonariensis*, параллелоцитные устьица; *Б* — *Peucedanum deltoideum*, анизоцитные и гемипарацитные устьица; *В* — *Ferula czatcalensis*, гемипарацитные устьица; *Г* — *Eryngium billardieri*, гемипарацитные и аномоцитные устьица; *Д* — *Pimpinella saxifraga*, диацитные и аномоцитные устьица; *Е* — *Apium graveolens*, аномоцитные, гемипарацитные, редко диацитные.

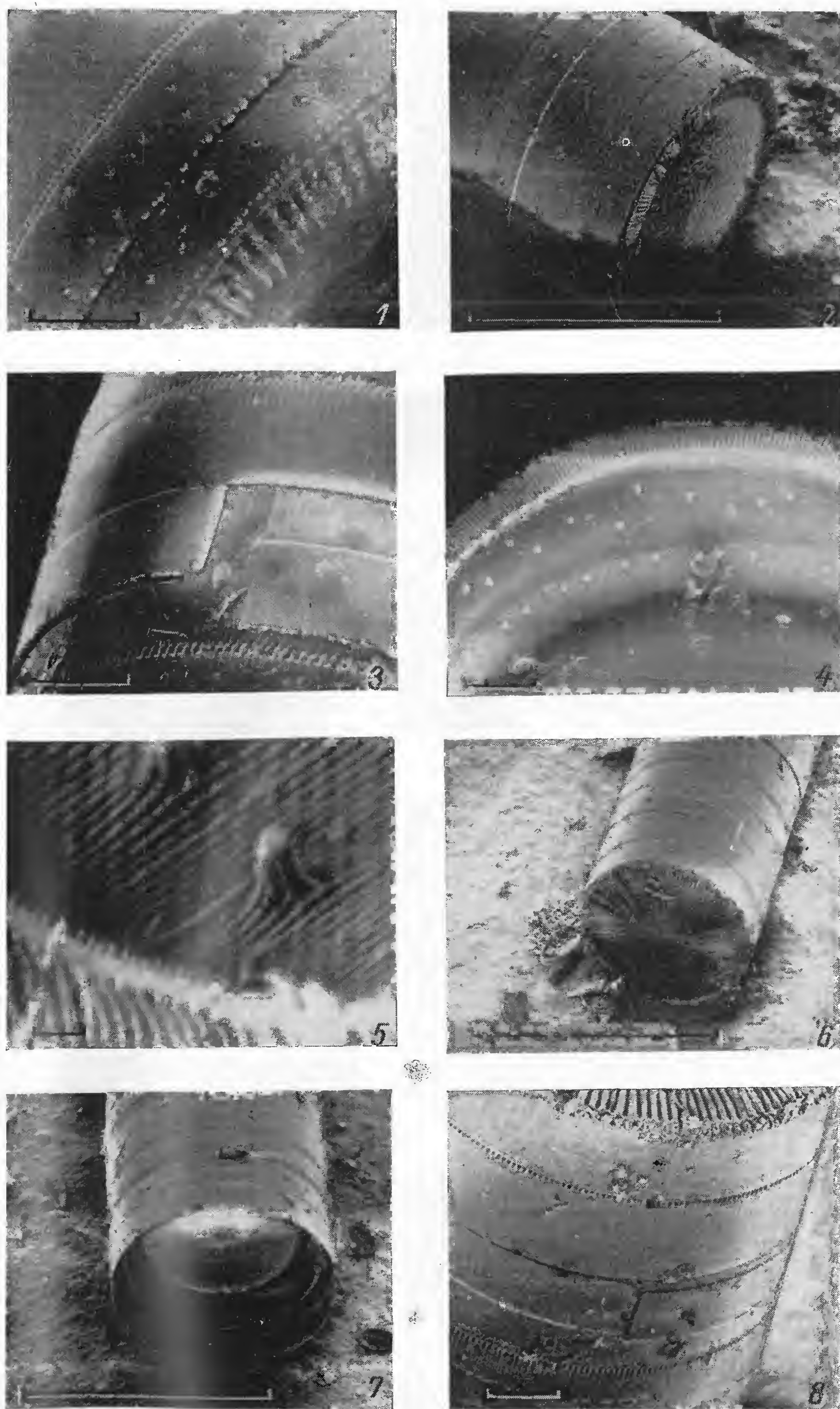
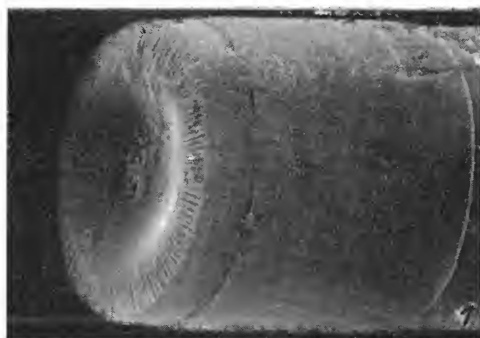


Таблица I. *Paralia teres* (*1—5*) и *P. arenaria* (*6—8*) из планктона оз. Хубсугул (МНР). СЭМ.

1, *2* — структура лицевой части створки и ее загиба; *3* — структура створкового (вальвакопула) и соединительных ободков; *4*, *5* — внутренняя поверхность загиба створки с многогранными трубковидными выростами; *6* — структура наружной поверхности панциря; *7* — внутренняя поверхность лицевой части створки и ее загиба; *8* — структура края поверхности створки, загиба и пояскового ободка. (Шкала, мкм: *2*, *6*, *7*=100; *1—4*, *8*=10; *5*=1).



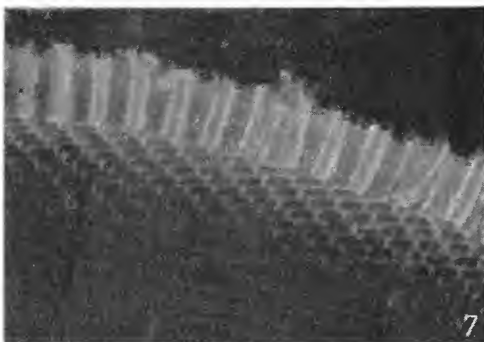












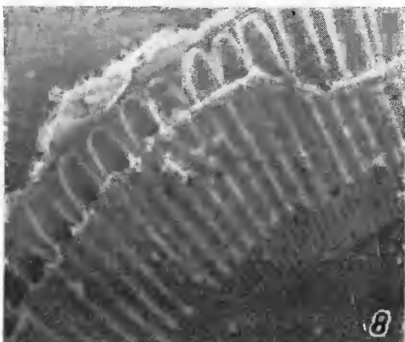


Таблица II. *Paralia kochii* из миоценовых отложений Приморского края. СЭМ.

1 — структура лицевой части створки, загиба и пояскового ободка; *2* — структура лицевой части створки; *3*, *4* — внутренняя поверхность створки с многогранными трубковидными выростами и ребристой «диафрагмой» на загибе; *5* — структура внутренней поверхности загиба створки; *6*, *8* — наружная поверхность створки; *7* — фрагмент загиба створки в поперечном разрезе. (Шкала, мкм: *1—4*, *6*, *8*=10; *5*, *7*=1).

1 р. 90 к.

Индекс 70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Советская ботаническая наука — успехи и проблемы 1425

Норин Б. Н. Эдификатор, интегральная (комплексная) фитоценотическая система, агрегация, фитохора, растительность и растительный покров — дискуссионные вопросы теории фитоценологии 1427
Юрцев Б. А. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) 1436
Петровский В. В., Плиева Т. В. О флоре восточной части Анюйского хребта (Западная Чукотка) 1448
Козлов М. В. Сопряженная эволюция видов рода *Sorbus* (*Rosaceae*) и трофически связанных с ними молей-малюток (Lepidoptera, Nepticulidae) 1460
Габараева Н. И. Ультраструктура и развитие оболочки пыльцевого зерна *Manglietia tenuipes* (*Magnoliaceae*): построение интины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл 1470
Остроумова Т. А. Типы устьиц листьев у представителей семейства *Apiaceae* 1479
Семихатова О. А., Юдина О. С., Леина Г. Д. Адаптационные изменения температурной зависимости дыхания листьев растений 1489

СООБЩЕНИЯ 1500

Моисеева А. И., Генкал С. И. О пресноводных видах рода *Paralia* (*Bacillariophyta*) 1500
Пунина Е. О. Кариологическое изучение кавказских видов рода *Paeonia* (*Paeoniaceae*) 1504
Царенко В. П., Соколова Е. А. Морфологические и анатомические особенности листа восточноазиатских видов рода *Cerasus* (*Rosaceae*) 1514
Самбук С. Г. Олиготрофные сфагновые сосновые леса на северо-западе европейской части СССР 1523

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1533

Дорофеев В. И. Конспект рода *Erysimum* (*Brassicaceae*) Кавказа 1533

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1544

Старченко В. М., Бойко Э. В. Флористические находки в бассейне Амура (советский Дальний Восток) 1544
Миронова Л. Н., Нестерова С. В. Новое местонахождение *Belamcanda chinensis* (Iridaceae) в Приморье 1547
Баркалов В. Ю. *Boehmeria tricuspis* (*Urticaceae*) — новый для флоры СССР вид с Курильских островов 1548
Прядко Г. Ф. О некоторых реликтовых и новых для флоры Казахстана видах 1550

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1553

Тихомиров В. Н. (*Рецензия*). Профанация ботаники. (О переводе книги Винсон Браун «Настольная книга любителя природы») 1553
Проскурин К. П. *Кноблох Э., Май Д. Х.* Монография плодов и семян из меловых отложений Средней Европы. 1986 1556

ХРОНИКА 1558

Боч М. С. IX Всесоюзный семинар-экспедиция «Ресурсы болот СССР и пути их использования» (Хабаровск, 27 IX—3 X 1986) 1558